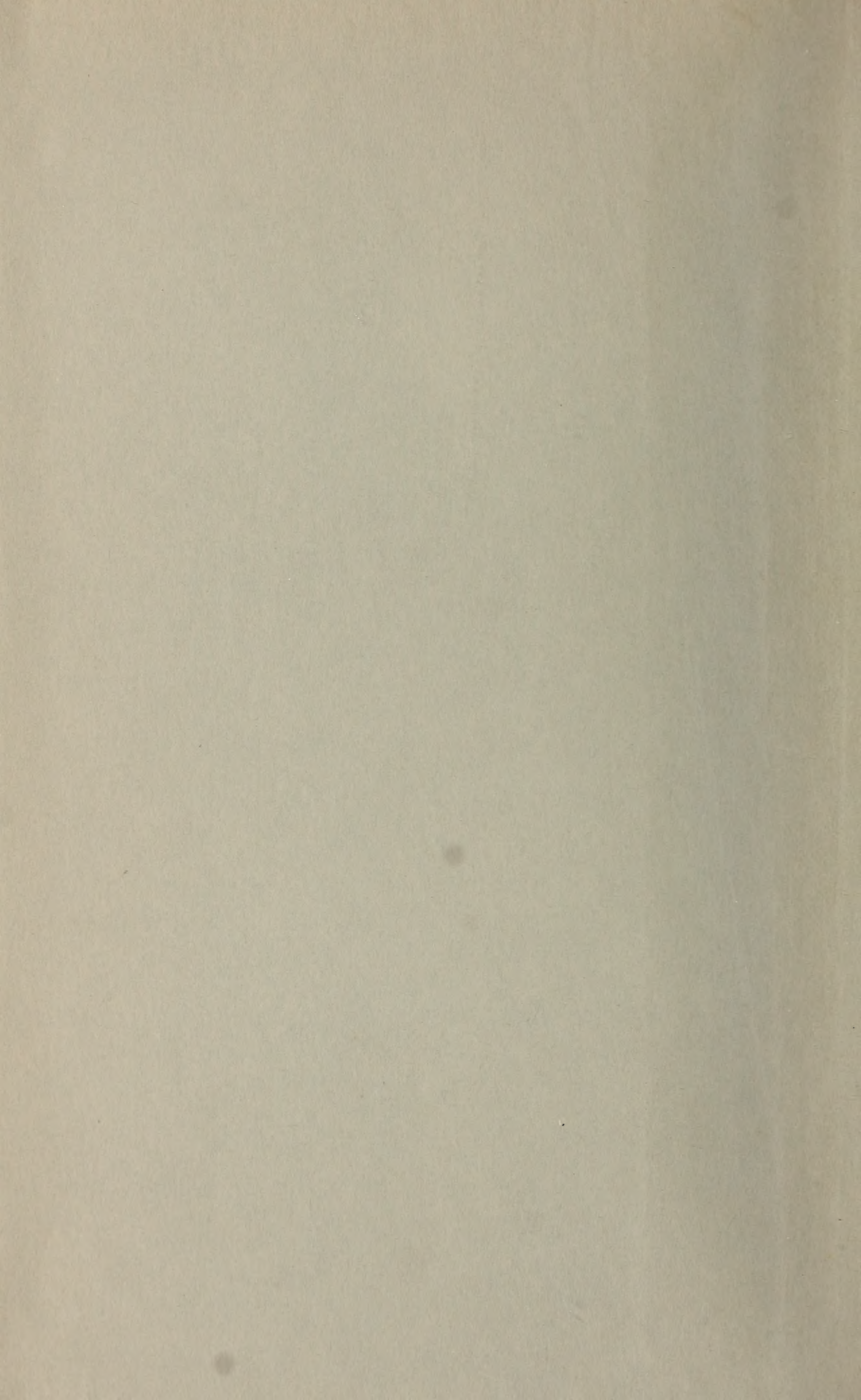
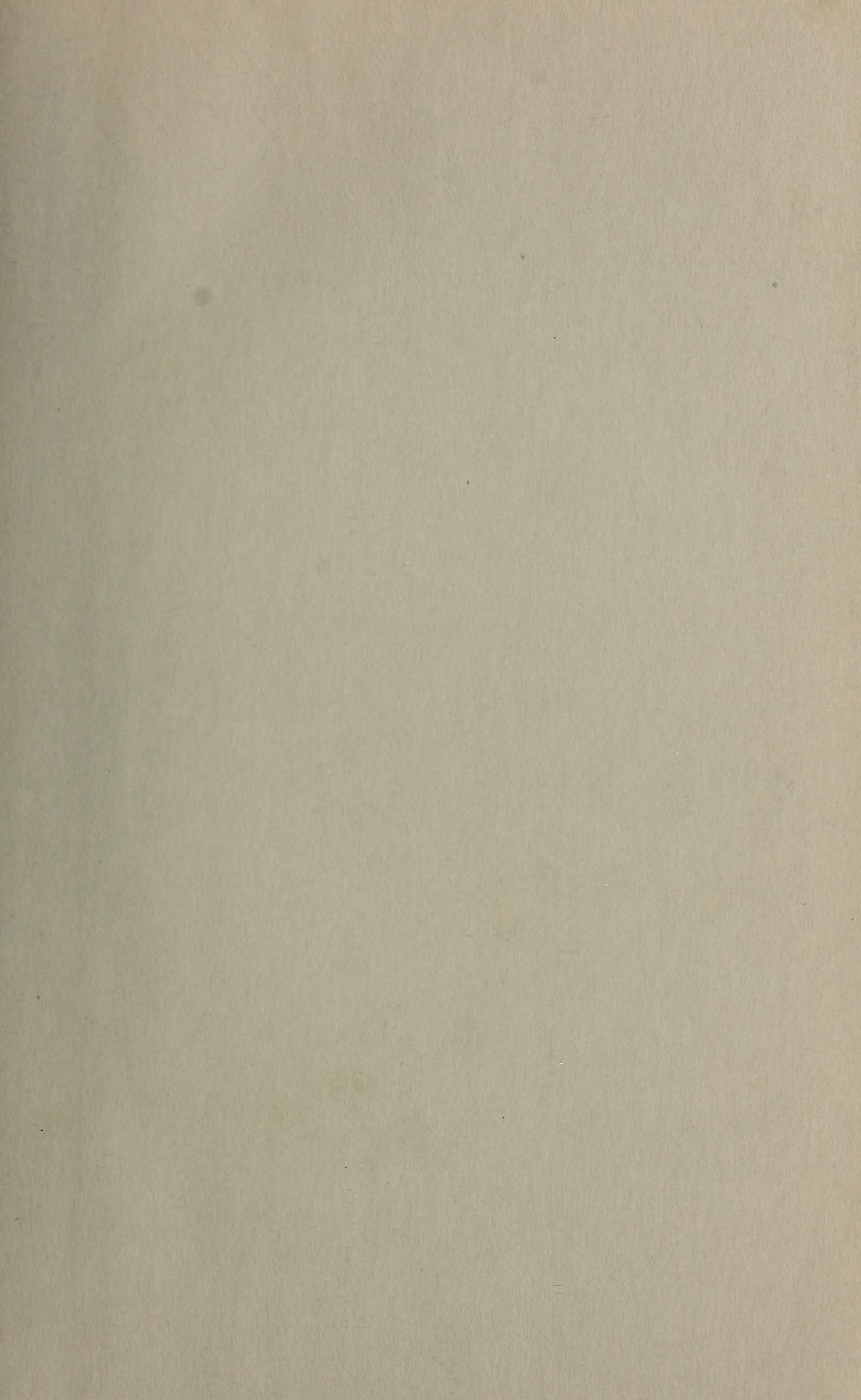
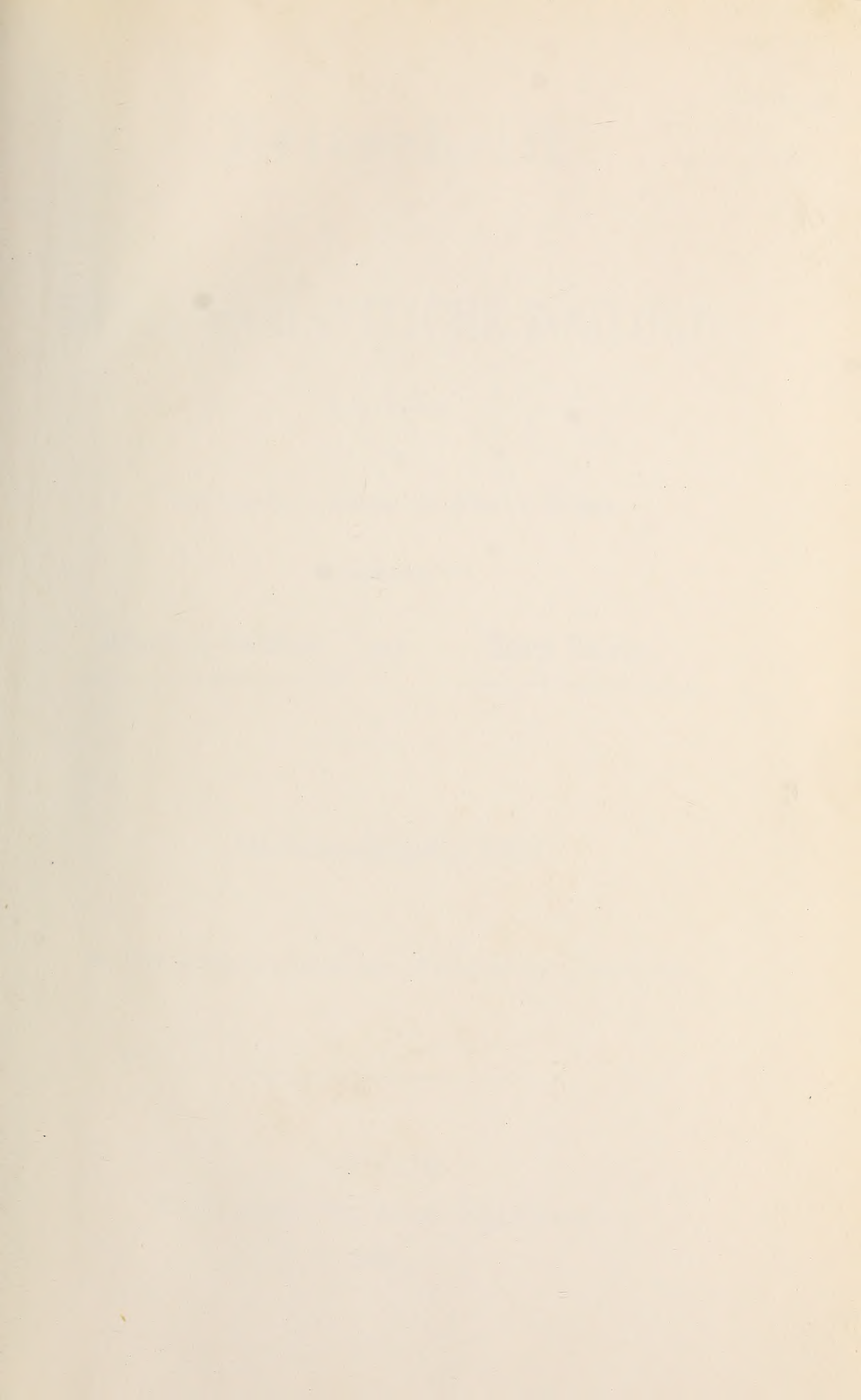
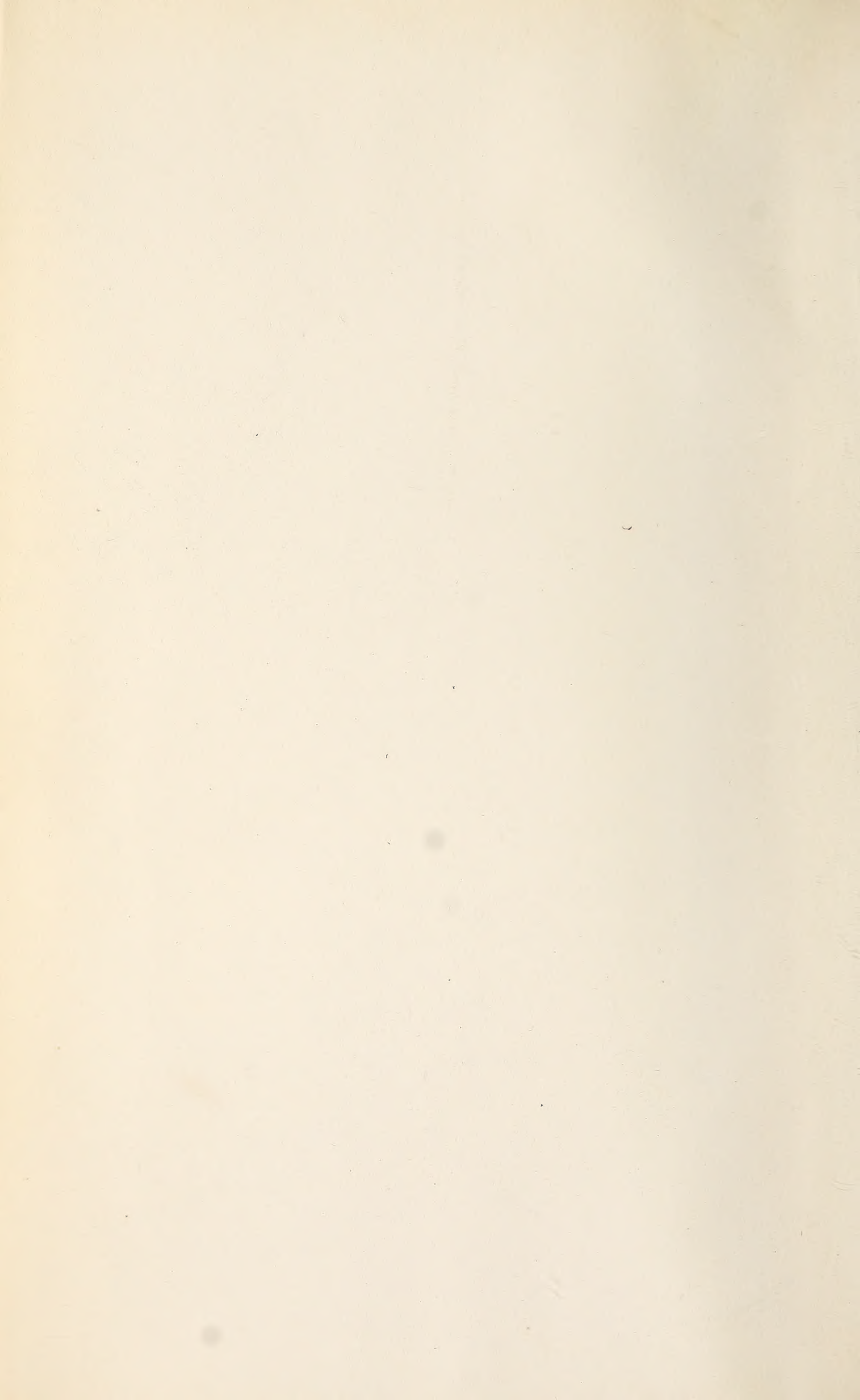












Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg — Professor a. d. Universität zu Göttingen

Einundsechzigster Band

Mit E. Ehlers' Bildnis in Heliogravure, 32 Tafeln und 39 Figuren im Text

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1896.

Inhalt des einundsechzigsten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben den 31. December 1895.

Zweites Heft.

Ausgegeben den 25. Februar 1896.

Drittes Heft.

Ausgegeben den 23. Juni 1896.

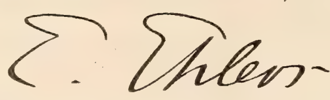
Viertes Heft.

Ausgegeben den 21. Juli 1896.



Photographie von Fr. Struckmeyer, Göttingen

Meisenbach Riffarth & Co. Leipzig, grav.



Zur Erinnerung an seinen 60. Geburtstag den 11. November 1895.

Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig

Herrn

Geheimem Regierungsrath Professor

ERNST EHLERS

zum

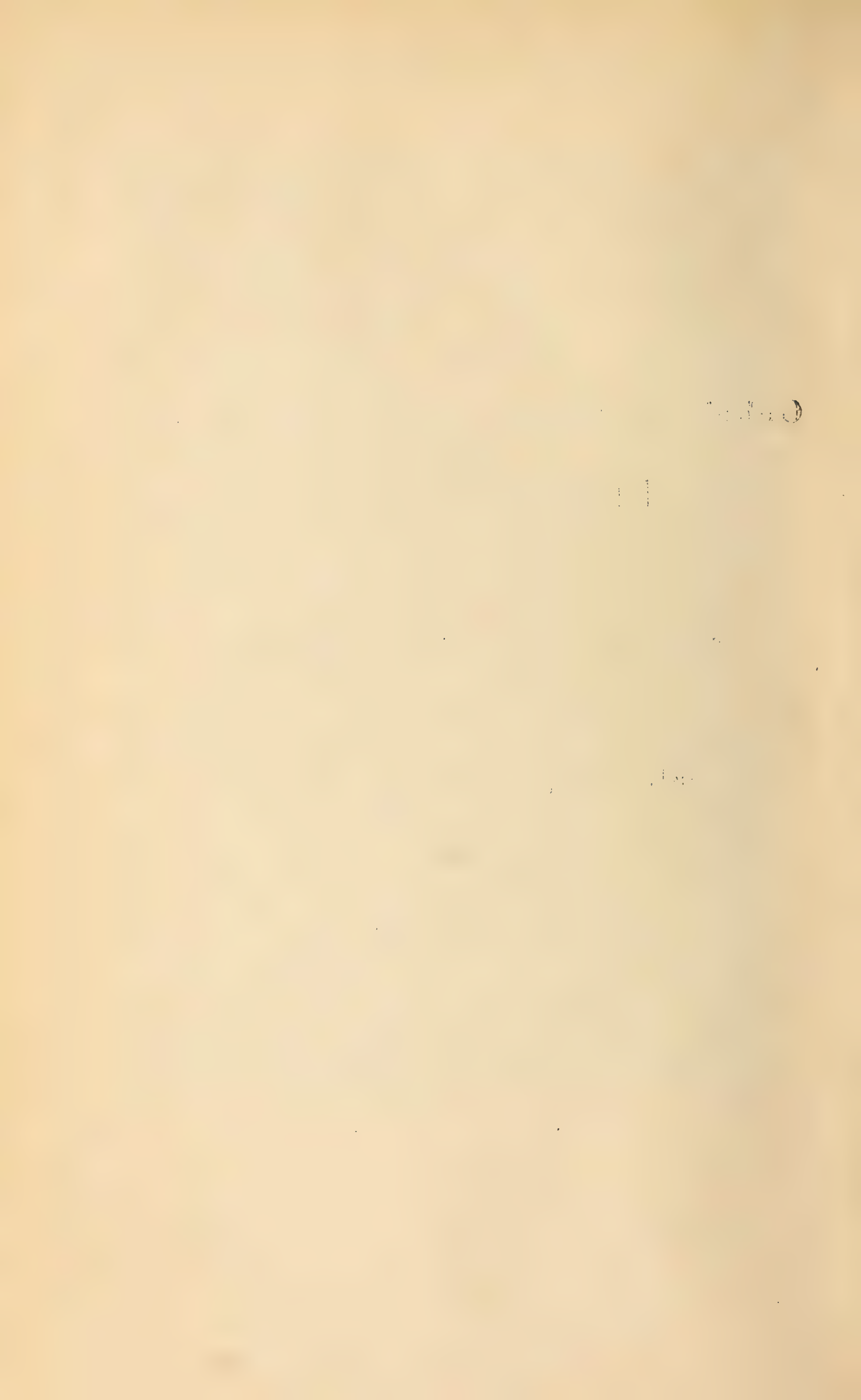
sechzigsten Geburtstage

am 11. November 1895

als Festgabe dargebracht

von

Schülern und Assistenten.



Über die Bedeutung der Heterocerkie und ähnlicher unsymmetrischer Schwanzformen schwimmender Wirbelthiere für die Ortsbewegung.

Von

Dr. Fr. Ahlborn

in Hamburg.

Mit Tafel I.

In den Sitzungsberichten der Berliner Akademie 1894, p. 1133 hat F. E. Schulze einen Aufsatz veröffentlicht: »Über die Abwärtsbiegung des Schwanztheiles der Wirbelsäule bei Ichthyosauren«, — in welchem über die physiologische Bedeutung der Heterocerkie sehr bemerkenswerthe Aufschlüsse gegeben werden.

Als heterocerk bezeichnet man bekanntlich die unsymmetrischen Schwanzflossen, bei denen die beiden Lappen von ungleicher Größe und Stärke sind. Bei den Haifischen (Fig. 1), dem Stör (Fig. 2) und anderen Ganoidfischen ist der obere Lappen der Schwanzflosse größer als der untere, und er hat durch das etwas emporgebogene Ende der Wirbelsäule nahe an seinem dorsalen Rande eine besondere Festigung erfahren.

Wenn nun ein solcher Fisch durch die abwechselnde Thätigkeit seiner Seitenmuskulatur gewöhnliche Wrickbewegungen ausführt, d. h. wenn er das Ende der Wirbelsäule und die damit verbundene Schwanzflosse abwechselnd nach rechts und nach links bewegt, so ist leicht einzusehen, dass der Widerstand, den das Wasser dieser Bewegung entgegensetzt, an der unsymmetrischen Flosse eine andere Wirkung hervorrufen muss, als an den symmetrischen Flossen der homocerken Fische. In beiden Fällen ist der Widerstand des Wassers die Ursache, dass die Flossen dem Grade der Biegsamkeit der einzelnen Flossenstrahlen resp. des Wirbelsäulenendes entsprechend gebogen werden: die elastisch biegsameren distalen Theile

der Flossen bleiben dabei immer ein wenig hinter der Bewegung der besser ausgesteiften proximalen Theile zurück. Im Besonderen sind bei den gabelschwänzigen, homocerken Fischen die langen oberen und unteren Ränder des Schwanzes durch stärkeren Bau und dichtere Lagerung der Flossenstrahlen ausgezeichnet, während an den heterocerken Fischschwänzen nur der obere, größere Schwanzlappen eine analoge Festigung durch das Ende der Wirbelsäule erfährt. Die Folge davon ist, dass die symmetrischen Schwanzlappen der Homocerken durch die Wrickbewegung gleichmäßig zur Seite geführt werden, und dass der Widerstand des Wassers an ihnen im Allgemeinen nur einen Antrieb nach vorn zu Stande bringt. Bei den heterocerken Fischen dagegen — so führt F. E. SCHULZE aus — geht der steifere, dorsale Rand des Schwanzes in der Wrickbewegung vorauf; die Flosse wird also im Ganzen genommen nicht in senkrechter, sondern in einer etwas geneigten Stellung seitwärts geführt, und es kommt an ihr demnach nicht nur ein Antrieb nach vorn, sondern auch ein Trieb nach oben, eine hebende Wirkung zur Geltung.

Wenn aber an dem Schwanzende des Fisches eine hebende Kraft angreift, so erfährt der Körper dadurch eine Drehung um die durch den Schwerpunkt gehende Querachse, und, falls keine Gegenwirkung eintritt, so wird das Kopfende mehr und mehr herabgedrückt werden: statt horizontal nach vorn fortzugleiten, wird also der heterocerke Fisch einer abwärts gekrümmten Bahn folgen. Allein da die Störe und Haie sog. Grundfische sind, deren Körper specifisch schwerer als Wasser ist, und die daher zu Boden sinken, sobald sie sich in Ruhe befinden, so muss der Lokomotionsapparat eine Einrichtung besitzen, durch welche sowohl die Wirkung des höheren specifischen Gewichts, als auch die Abwärtssteuerung des unsymmetrischen Schwanzes überwunden werden kann. Eine solche Einrichtung ist thatsächlich in den Brustflossen der genannten Fische vorhanden. Dieselben sind am vorderen Seitenrande der abgeplatteten Bauchfläche so angebracht, dass sie eine verstellbare Fortsetzung der letzteren bilden. Wenn nun der Fisch, indem er vorwärts schwimmt, diese Brustflossen so einstellt, dass sie nach Art von Drachenflächen mit etwas höher liegendem Vorderrande gegen das Wasser gerichtet sind, so wirken sie hebend auf den vorderen Körpertheil, und der Fisch wird dann zugleich vorn und hinten gehoben, so dass er bald frei über dem Boden des Wassers schwebt.

Diesen typisch heterocerken Fischen stehen nun die Ichthyo-

saurier (Fig. 3) gegenüber, deren wohlentwickelte, senkrechte Schwanzflosse an ihrem unteren Rande durch das zu diesem Zwecke entsprechend abwärts gebogene Ende der Wirbelsäule ausgesteift war. Hier war also, umgekehrt wie bei den Haien und Ganoiden, der untere Lappen der Schwanzflosse stärker und größer als der obere. Und wie dort bei der Wrickbewegung eine seitliche Neigung der Schwanzflosse dadurch zu Stande kommt, dass der obere Flossenrand in der Bewegung voraufgeht, während der untere zurückbleibt, so musste bei den Ichthyosauriern der untere Schwanzflossenrand voraufgehen, wenn die Thiere Wrickbewegungen ausführten. In dieser Haltung ruft aber die unsymmetrische Schwanzflosse einen Widerstand hervor, der den Fischschwanz nach vorn und unten treibt, und die nach unten wirkende Komponente strebt den Fisch um den Schwerpunkt so zu drehen, dass mit dem Herabsinken des Schwanzes der Kopf und damit die Bewegungsrichtung gehoben wird.

Sollte die Drehung des Körpers um die Querachse vermieden werden, so konnte dies nach F. E. Schulze durch Senken des vorderen Brustflossenrandes geschehen. Dann traf, während der Vorwärtsbewegung, der Widerstand des Wassers die nach vorn geneigte dorsale Fläche der Brustflossen und erzeugte hier eine vertikal nach unten gerichtete Druckkomponente, welche dem gleichgerichteten Drucke der Schwanzflosse das Widerspiel hielt. Durch gleichzeitige Thätigkeit des Schwanzes und der Brustflossen wurde der ganze Körper der Fischechsen abwärts getrieben, eine Bewegung, welche für die Thiere offenbar sehr vortheilhaft sein musste, da sie wegen ihrer Lunge und der wahrscheinlich unter der nackten Haut vorhandenen Speckschicht specifisch leichter waren als Wasser.

Ganz analog wie bei den Ichthyosauriern liegen nun die Verhältnisse bei den fliegenden Fischen (Exocoeten) und anderen Fischen aus der Verwandtschaft der Scomberesociden. An dem homocerken Schwanze dieser Thiere (Fig. 4) ist ebenfalls die ventrale Hälfte erheblich größer, als die dorsale, und ihr unterer Rand ist durch mächtige, steife Flossenstrahlen gefestigt. Wenn also auch nicht, wie es bei Ichthyosaurus der Fall ist, durch Eintreten der Wirbelsäule in den unteren Schwanzflossenlappen eine echte negative Heterocerkie geschaffen ist, so ist doch die Schwanzflosse der Flugfische und ihrer Verwandten physiologisch gleichwerthig mit der des Ichthyosaurus. Der Wrickschlag des Exocoetus ruft gleichfalls eine Abwärtsbewegung der hinteren Körperhälfte

eine Schrägstellung des Thieres hervor, welche bei gleichzeitiger Fortbewegung eine Aufwärtssteuerung bewirkt, die nur durch geeignete Gegensteuerung vermieden werden kann. Das Mittel zu dieser Gegensteuerung bilden aber bei den Flugfischen nicht die Brustflossen, wie es F. E. SCHULZE für Ichthyosaurus annimmt, denn ihr Bau und ihre Anordnung lässt es nicht zu, sie so zu stellen, dass in der Vorwärtsbewegung der Widerstand des entgegenkommenden Wassers ihre dorsale Seite als Drachenfläche trifft. Die Flossen sind auch viel zu groß und unhandlich, zu wenig steif gebaut und zu schwach mit Muskeln bespannt, um bei schneller Schwimmbewegung im Wasser als Steuerflächen verwendet werden zu können, und die Beobachter berichten, wie ich a. a. O. näher ausgeführt habe[1], dass die fliegenden Fische beim schnellen Schwimmen ihre Brustflossen zusammengefaltet am Körper tragen. Aus der schrägen Anheftung der Brustflossen, sowie namentlich aus der Anordnung der Brustmuskeln, lässt sich mit Sicherheit erkennen, dass ein nach unten gerichteter lokomotorischer Antrieb nur durch aufwärts gerichtete, aktive Flossenschläge (Rückschläge), und nicht durch einfache Steuerung mit der dorsalen Flossenfläche erzeugt werden kann. Solche Flossenschläge sind aber nur bei sehr langsamer Ortsbewegung denkbar, bei Drehungen auf der Stelle, wenn das Schwanzruder nicht, oder nur schwach mitarbeitet.

Die Abwärtssteuerung kann nun aber bei den Flugfischen (Exocoeten) in zweckmäßiger Weise durch die Bauchflossen geschehen. Diese Organe sind hinter dem Schwerpunkte so angebracht, dass sie eine Art Fortsetzung der abgeplatteten Bauchfläche bilden. Es genügt ein mäßiges Herabdrücken der Bauchflossen, um sie gegen den vorüberziehenden Wasserstrom einzustellen und als gewöhnliche Drachenflächen auftreibend wirken zu lassen. Durch geeignete Vergrößerung des Neigungswinkels kann allem Anscheine nach der Auftrieb so gesteigert werden, dass nicht nur der Niedertrieb der Wrickbewegung des Schwanzes ausgeglichen, sondern auch noch eine Drehung um den Schwerpunkt veranlasst wird, die das Kopfende und damit die Fortbewegungsrichtung abwärts neigt.

Man sieht, dass unter diesen Verhältnissen die nach unten gerichtete Kraftkomponente, welche der unsymmetrische Schwanz bei Exocoetus hervorbringt, nicht zur Abwärtsbewegung des Fisches bei-

---

[1] Der Flug der Fische. Programm des Realgymnasiums d. Joh. Hamburg 1895.

tragen kann, sie arbeitet vielmehr der Tiefsteuerung der Bauchflossen entgegen.

Wie die großen Brustflossen, so sind übrigens auch die Bauchflossen vieler Exocoeten in erster Linie Flugorgane. Sobald sie ein gewisses mittleres Größenmaß überschreiten, werden sie, eben so wie jene, als Wasserruder für größere Geschwindigkeit mehr und mehr ungeeignet. Wenn daher bei energischer Wrickbewegung die Brustflossen zusammengefaltet bleiben müssen, so können auch die großen Bauchflossen nur noch in beschränktem Maße als Vertikalsteuer in Anwendung kommen, und es ist sehr wohl denkbar, dass bei großer horizontaler Geschwindigkeit die emportreibende Steuerung der Schwanzflosse weit stärker wirkt, als die entgegengesetzte Bauchflossensteuerung. Hieraus ergäbe sich dann die interessante Thatsache, dass die fliegenden Fische bei heftigster Wrickbewegung allemal gegen die Oberfläche des Meeres und darüber hinaus zum Fluge in die Luft getrieben würden; und als Ursache dieses Auftriebes erschiene die unsymmetrische Schwanzflosse.

Außer diesem aktiven Auftriebe besitzen übrigens die Flugfische noch einen nicht unerheblichen passiven Auftrieb, welcher durch das große Gasquantum der Schwimmblase (a. a. O. p. 39) hervorgerufen wird und der auch ohne jede Schwimmbewegung das pelagische Thier immer wieder gegen das Meeresniveau treibt. Nach einer Messung A. v. Humboldt's[1] hatte ein 38,2 g schwerer Exocoet in seiner Schwimmblase 69,4 ccm Luft, welche wohl hinreicht, das specifische Gewicht des Fisches weit unter das des Wassers herabzubringen. Sicherlich ist das spec. Gewicht der fliegenden Fische kleiner als eins. Es besteht also auch in dieser Beziehung eine auffallende Analogie zwischen den Exocoeten und Ichthyosauriern, und es ist durchaus einleuchtend, dass die eigenthümliche Schwanzform, welche wir in den beiden, systematisch so weit von einander entfernten Thiergruppen vorfinden, in ursächlichem Zusammenhange steht mit dem geringen specifischen Gewicht und dem Aufenthalt in den oberen Wasserschichten.

Wenn bei den Exocoeten, wie wir sahen, die vertikale Wirkung der Schwanzflosse durch die Bauchflossen geregelt werden kann, und wenn hierfür die Brustflossen nicht in dem Sinne geeignet sind, wie es F. E. Schulze für Ichthyosaurus annimmt, so ist damit natür-

[1] Reise in die äquinoctinalen Gegenden.

lich nicht gesagt, dass die Abwärtssteuerung bei Ichthyosaurus nicht unter Mitwirkung der Brustflossen hätte erfolgen können. Man wird aber zugeben müssen, dass diese gewaltigen Bewohner der jurassischen Meere auch die übrigen, als Vertikalsteuer verwendbaren Schwimmflächen ihres Körpers mit benutzt haben werden. Sehr wahrscheinlich haben auch bei Ichthyosaurus die paarigen Bauchflossen in analoger Weise als Vertikalsteuer fungirt, wie bei Exocoetus, indem sie als schräge Drachenflächen eine aufwärts gerichtete Widerstandskomponente erzeugten, die, hinter dem Schwerpunkte angreifend, den Körper in eine nach vorn geneigte Lage brachte und ihm die Bahn nach unten anwies.

Ferner darf nicht vergessen werden, dass es außer den aktiven Steuerorganen der Flossen auch noch gewisse passiv steuernde Oberflächentheile am Körper der schwimmenden Thiere giebt. Namentlich sind es die dorsalen und ventralen gegen die Längsachse geneigten Flächen des Vorderkopfes, welche hierbei in Frage kommen. Die breiten, nach vorn geneigten Stirn- und Rückenflächentheile der Störe, Trigliden u. a. Fische, aber auch der Krokodile und Ichthyosaurier, erfahren beim Schwimmen einen Widerstand, dessen abwärts gerichtete Komponente sicherlich geeignet ist, den Verlauf der Schwimmlinie mit zu bestimmen.

Nach der Abbildung des von E. Fraas rekonstruirten Ichthyosaurus (Fig. 3)[1] will es mir scheinen, als hätte allein dieser Stirnwiderstand genügen können, eine durch den unsymmetrischen Schwanz veranlasste vertikale Drehung des Körpers zu verhindern, ohne dass es dazu noch einer anderen Abwärtssteuerung am Vorderkörper bedurft hätte. Vielleicht war sogar — und für große Geschwindigkeiten ist es wahrscheinlich — der vertikale Druck des Wassers gegen die Stirn- und Nackenflächen des hochrückigen Thieres so stark, dass allein schon zur Ausgleichung dieser nach unten gerichteten Wirkung ein von den Brustflossen erzeugter Auftrieb erforderlich war. Hierzu hätten aber die Brustflossen genau die entgegengesetzte Stellung beim Schwimmen einnehmen müssen, als F. E. Schulze vermuthete, nämlich wie bei den Haien und Stören, so dass der Widerstand des entgegenkommenden Wassers auf die Unterseite gerichtet war.

Nach diesen Ausführungen dürfte es kaum noch zweifelhaft

---

[1] Eberhard Fraas, Über einen neuen Fund von Ichthyosaurus in Württemberg. (Neues Jahrbuch für Mineralogie. 1892. Bd. II, p. 87.)

sein, dass auch bei Ichthyosaurus die durch den ungleich gelappten Schwanz hervorgerufene Aufwärtssteuerung theils passiv aufgehoben wurde durch die Wirkung des Wasserwiderstandes an den pronirten Körperflächen, namentlich der Rückenseite, theils aktiv geregelt wurde durch die verstellbaren Brust- und Bauchflossen. Ein Punkt kommt jedoch noch hinzu.

Die amphicöle Form der Wirbel, worin die jurassischen Fischsaurier mit den echten Fischen übereinstimmen, befähigte sie jedenfalls zur Ausführung starker Krümmungen der Wirbelsäule, vornehmlich in der Schwanzregion, so dass sie wie die Fische sehr wohl energische Wrickbewegungen ausführen konnten.

Diese Bewegungen liefern aber nicht nur den Antrieb nach vorn, sie bewirken auch während der schnellen Fortbewegung so gut wie ausschließlich die Steuerung nach der Seite und führen das Thier bei entsprechender Schrägstellung oder Krümmung der Wirbelsäule sowohl nach oben, wie nach unten, ohne dass dazu die Mitwirkung der paarigen Flossen erforderlich sei. Alle Wasserthiere, welche sich ihres Schwanzes als Wrickruder bedienen, ziehen bekanntlich die paarigen Gliedmaßen ein, wenn sie mit größerer Geschwindigkeit schwimmen, weil dadurch der hemmende Widerstand des Wassers verringert wird.

Die Fische aus der Verwandtschaft der Makrelen haben besondere futteralartige Vertiefungen zur Aufnahme der paarigen und Rückenflossen; bei ihnen scheinen diese Nebenorgane der Ortsbewegung nur noch ausnahmsweise zur Aufrechterhaltung des Gleichgewichts während der Ruhe an einem Orte verwendet zu werden. Ich habe im Aquarium des Zool. Gartens zu Hamburg ein solches Thier lange Zeit beobachtet, ohne auch nur ein einziges Mal zu sehen, dass es seine Flossen entfaltet hätte. Die Schwanzflosse allein leistete die ganze lokomotorische Arbeit des Antriebes und der Steuerung auch bei langsamem Gange der Bewegung.

Die meisten Fische bedienen sich der Brustflossen als Motoren für geringe Geschwindigkeit und zur Ausführung von Wendungen auf der Stelle; sobald sie sich aber durch das Wrickruder einen starken Antrieb ertheilen, ziehen sie die anderen Flossen ein. So ist es wahrscheinlich auch bei den Walen. — Unsere geschwänzten Amphibien schwimmen geschickt ohne Mitwirkung der Beine (wie die Frösche ihre Vorderbeine beim Schwimmen eingezogen in der Ruhe halten). — Wie die urodelen Amphibien, so schwimmen auch die Eidechsen, wenn man sie ins Wasser wirft, ohne irgend welche

Hilfe der Gliedmaßen. Die Schlangen sind sehr geschickte Schwimmer, obgleich sie gar keine Gliedmaßen besitzen, die ihnen für die Steuerung dienlich sein könnten. Die Krokodile endlich können ihre kurzen Beine, obwohl sie kleine Schwimmhäute zwischen den Zehen haben, nicht wesentlich anders benutzen, als die geschwänzten Amphibien: sie sind im Wasser nur für lokomotorische Impulse bei geringer translatorischer Geschwindigkeit geeignet und werden bei größerer Geschwindigkeit weder zum Antrieb, noch zur Steuerung nennenswerthe Beiträge liefern. Auch hier sind es demnach die durch Kontraktionen der Seitenmuskulatur bewirkten Krümmungen und Wrickbewegungen des hinteren Körperendes, durch welche die gesammte lokomotorische Arbeit des Antriebes und der Steuerung ohne Hilfe der Gliedmaßen verrichtet werden kann.

Wenn wir nun sehen, dass sowohl die Krokodile (Fig. 5) wie die Wasserschlangen (Platurus, Fig. 6) eine in seitlicher Ansicht deutlich unsymmetrische Schwanzflosse besitzen, deren oberer Flossensaum breiter ist als der untere (sofern dieser letztere überhaupt vorhanden); wenn wir bedenken, dass ein sogestaltetes Ruder unter allen Umständen einen das Schwanzende herabdrückenden Antrieb nach unten hervorruft, der jedenfalls ohne Mitwirkung der paarigen Organe neutralisirt werden kann und hier offenbar auch gar nicht zur Vertikalsteuerung verwendet wird: so können wir die Meinung F. E. Schulze's nicht aufrecht erhalten, nach welcher die ungleichlappigen Schwanzflossen als Vertikalsteuer zu betrachten wären, dazu bestimmt, den Grundfisch nach oben und das Schwimmthier der Oberfläche nach unten hinzulenken.

Die heterocerke Schwanzflosse der Haie und Ganoiden wirkt genau der Drehung entgegen, welche das orale Ende der Körperachse nach oben zu richten strebt; und die unsymmetrischen Wrickruder der Oberflächenfische und Luftathmer arbeiten in gleicher Weise genau gegen die zum Niedertauchen erforderliche Drehung des Körpers. In beiden Fällen würde also die von F. E. Schulze als nützlich bezeichnete Ablenkung der Thiere gegen die mittleren Wasserschichten leichter erfolgen können, wenn die Schwanzflossen symmetrisch wären, oder noch besser, wenn gerade die Thiere der Oberfläche die heterocerke Flosse der Grundfische hätten und umgekehrt. Da dies letztere nicht der Fall ist, so erscheint die Frage nach dem Zweck der unsymmetrischen Schwanzformen der Wasserthiere nach wie vor zweifelhaft, doch bietet die

letzte Vorstellung zugleich einen Fingerzeig für die Beantwortung der Frage.

Denkt man sich nämlich einen nahe der Oberfläche schwimmenden Fisch oder ein Krokodil mit der echt heterocerken Schwanzflosse eines Störes, so ist ohne Weiteres klar, dass jede energische Wrickbewegung, die das hintere Körperende emporhebt, ohne dass der Vorderkörper folgen kann, alsbald zu einem Emportauchen des Schwanzes aus dem Wasser führen muss. In demselben Augenblick verschwindet der starke Widerstand, den das Wasser der Bewegung des Schwanzes entgegensetzte, und die plötzlich entlastete hohe Muskelspannung löst eine explosive Schwanzbewegung aus, die bei wiederholtem Vorkommen von großem Nachtheil für den Wrickapparat ist. So geräth die Schraube eines Dampfers in rasende Rotation, wenn sie bei starkem Seegang vorübergehend aus den Wellen taucht. Einem ungeübten Ruderer kann es leicht passiren, dass er bei kräftigem Anziehen der Riemen plötzlich rücklings von der Bank stürzt. Er hat dann falsch eingesetzt, nämlich so, dass der obere Rand der Ruder vornüber geneigt ist. Der Wasserwiderstand erzeugt dann eine nach oben gerichtete Komponente, welche die Ruder beim Anziehen aus dem Wasser, und den Ruderer von der Bank wirft. Der Fehler wird dadurch vermieden, dass man das Ruder richtig einsetzt, d. h. so, dass statt des oberen, der untere Rand in der Bewegung ein wenig voraufgeht. Die dann entstehende vertikale Komponente des Widerstandes drückt die Ruder stets in das Wasser hinein, und wirkt dem Auftriebe des Holzes und dem Gewichte der führenden Hand entgegen, die so das Ruder leicht in der richtigen Höhe durch das Wasser führt. Geschieht hierbei einmal des Guten zu viel, dreht der Ruderer das Handgelenk zu stark durch, oder wenn er während der Drehung des Ruders um die Längsachse nachgreift, so wird der Neigungswinkel des Ruderprofils gegen die Vertikale zu groß, der obere Rand des Ruders bleibt zu sehr hinter dem unteren zurück, und die abwärts treibende Komponente wird zu stark, um durch den Druck der Hand leicht geregelt werden zu können. So taucht dann das Ruder zu tief in das Wasser ein und erzeugt, da es nicht schnell genug herausgehoben werden kann, eine Hemmung, die beim Wettrudern den ganzen Erfolg vereiteln kann. Im vorigen Jahre wurde der »Thames Rowing Club« durch den Ruderklub »Germania« auf der Alster besiegt, weil, wie es im Bericht hieß, ein Mann von der Themse »einen Krebs gefangen

hatte«, sein Riemen war aus dem Wasser emporgeglitten, statt richtig hineinzuschneiden.

Derartige Fehler können und dürfen erhaltungsgemäß bei der lokomotorischen Thätigkeit des Ruderschwanzes eines Schwimmthieres nicht vorkommen. Die Natur hat daher diese Geschöpfe so organisirt, dass ihre Wrickruder nie versagen oder plötzlich vorübergehend fehlerhaft wirken können. Der unsymmetrische Schwanz der Oberflächenschwimmer erhält beim Wricken in Folge seiner Biegsamkeit durch den Widerstand des Wassers stets eine derart geneigte Stellung, dass er sich in das Wasser hineinarbeitet und so vor »dem Krebsfang«, dem Ausgleiten in die Luft geschützt wird. Der echt heterocerke Schwanz des Grundfisches dagegen wird durch den von und an ihm erzeugten Auftrieb davor bewahrt, dass die unteren Flossensäume bei energischem Wricken gegen den Boden des Wassers gedrängt, hier in ihrer nützlichen Bewegung gehemmt und verletzt werden.

Wir kommen also zu dem Schluss, dass die Heterocerkie der Grundfische und die Pseudoheterocerkie der Oberflächenfische physiologisch nicht als mechanische Steuervorrichtungen zu betrachten sind, durch welche die Thiere von ihren gewöhnlichen Aufenthaltsorten gegen die Wassermitte fortgeleitet werden, sondern dass es Einrichtungen sind, durch welche das Wricken in der gefährlichen Nähe der oberen und unteren Wassergrenze gesichert wird. Der seiner ganzen Einrichtung nach ausschließlich für den äußeren Widerstand des Wassers bestimmte Wrickapparat wird durch die unsymmetrischen Flossenlappen das eine Mal vor dem zu geringen Widerstand der Luft, das andere Mal vor dem zu großen des festen Untergrundes erfolgreich bewahrt, so dass er sich während seiner Thätigkeit stets im richtigen Medium befindet, und mit dem allein geeigneten Widerstande erfolgreich arbeiten kann.

Der heterocerke Fisch wird durch die hebende Wirkung des Schwanzes so um den Schwerpunkt gedreht, dass sein Kopf und seine Bewegungsrichtung gegen den Boden gewendet wird. Das Thier bleibt also in dem gewohnten Niveau, genau so wie das Schwimmthier der Oberfläche, trotz seiner ungleich lappigen Schwanzflosse.

Nach diesen Ergebnissen erscheinen im Allgemeinen die

äußerlich heterocerken Schwanzflossen und alle analogen, d. h. physiologisch gleichwerthigen Formen des Wrickschwanzes, welche durch ihre Thätigkeit am hinteren Körperende einen Auftrieb erzeugen, und die wir daher »epibatisch«[1] nennen wollen, — als Merkmale von Thieren, die am Grunde des Wassers leben. Die dem Typus des Exocoetusschwanzes analog gebauten »hypobatischen«[1] Schwanzflossen dagegen sind für das Schwimmen in den obersten Wasserschichten besonders geeignet.

Die **Hypobatie des Schwanzruders** ist im Ganzen seltener als die Epibatie. Wir beobachten sie vornehmlich bei Thieren, deren specifisches Gewicht in Folge des Besitzes von großen Schwimmblasen, Lungen oder starken Fettablagerungen kleiner ist oder sein kann als das des Wassers, und die daher meist dem hydrostatischen Auftriebe im Wasser folgen. Hierher gehören, um es zu wiederholen, die Exocoeten, Scomberesociden, Trichiurus (Fig. 8) und vielleicht einige andere Knochenfische; ferner die Ichthyosaurier und andere Sauropsiden, wie die Wasserschlangen (Platurus) und unsere Krokodile, welche einen biegsamen Kamm auf der oberen Mittellinie, resp. den oberen Seitenkanten des Schwanzes besitzen (Fig. 5).

Der Schwanz der urodelen Amphibien, wie der Amphibienlarven entspricht durchweg dem Stadium des primitiven homocerken und »isobatischen« Schwanzes der Fischembryonen, der auch bei den Dipnoërn und manchen Teleostiern (Muraeniden, Blennius etc.) keine auffällige Umformung erfahren hat.

Eine genaue Durchsicht der Fische, Amphibien und schwimmenden Reptilien ist im hohen Grade wünschenswerth, um die Verbreitung der Hypobatie und Epibatie der Schwanzflossen festzustellen. Auch das fossile Material kann hierfür ausgenutzt werden.

Mein Freund, Herr Dr. G. Pfeffer, dem ich für manche werthvolle litterarische und systematische Hilfe dankbar bin, zeigte mir einen zu den Siluriden gehörenden Fisch Chaetostomus dolichopterus, der mit seiner hellfarbenen, platten Bauchfläche allem Anscheine nach ein Grundfisch war. Dieser Fisch hatte dennoch, zu meiner Überraschung, eine deutlich hypobatische Schwanzflosse (Fig. 7), während doch der schlammbewohnende Silurus glanis und viele andere Verwandte als Grundfische unverkennbar epibatische

[1] Von ἐπιβαίνω, hinaufsteigen, ὑποβαίνο, sich herablassen. Die Einführung dieser Termini ist erforderlich, weil der morphologische Begriff der Heterocerkie bereits mehrdeutig ist.

Schwänze haben. Hier lag also eine Ausnahme vor, welche aber in so fern die Regel bestätigte, als der gefährdete untere Flossenrand, der durch die hypobatische Wirkung gegen den Untergrund gedrängt wird, durch einen in der Verlängerung der Bauchfläche nach hinten hinausragenden rauhen Stachel, den untersten Flossenstrahl, vor jeder direkten Berührung mit dem Boden geschützt war.

Ganz ähnlich wird auch der hypobatische Schwanz der Krokodile gegen den Untergrund gedrängt, wenn diese Thiere dicht über dem Boden flacher Gewässer schwimmen. Das Fehlen eines ventralen Schwanzflossenlappens schützt die Flosse vor Verletzung.

Die **Epibatie des Schwanzes** ist eine unter den Fischen weit verbreitete Erscheinung. Sie besteht bei allen äußerlich heterocerken Fischen, den Selachiern und vielen Ganoiden. In gewissen frühen Embryonalstadien haben die später diphycerken Knochenfische eine deutlich heterocerke Schwanzflosse, wie es die den Arbeiten von Agassiz (On the young stages of osseous fishes) entlehnte Fig. 9 zeigt. Tritt auch der Schwanz in diesem Stadium wohl nur selten in Funktion, so kann man die epibatische Form doch als unbedingt geeignet und zweckmäßig für den vorübergehenden Aufenthalt auf dem Boden des Wassers ansehen.

Während die morphologische Umwandlung der Schwanzflosse bei den höheren Teleostiern die Regel ist, findet bei manchen Physostomen zwar die Ausbildung einer homocerken Schwanzflosse statt, aber ohne dass dadurch der ganze Schwanz seine epibatischen Qualitäten einbüßt. In diesen Fällen tritt nämlich der mediane Flossensaum der Bauchseite (Afterflosse) in eine mehr oder weniger innige Beziehung zu der Schwanzflosse, während die dorsale Medianlinie des Schwanzes flossenfrei bleibt. Bei jeder Wrickbewegung erfährt dann der untere Rand der Afterflosse eine Umbiegung, an welcher eine aufwärts treibende, epibatische Wirkung des Wasserwiderstandes zu Stande kommt. So ist es bei vielen Siluriden — Silurus, Hemisilurus, Hemiarius, Phalacronotus, Micronema, Ketengus, Hemibagrus, Netuma und Anderen. — Unter den Clupeiden zeichnet sich Coilia (Fig. 10) durch eine an echte Heterocerkie erinnernde epibatische Gestalt des winzigen Schwanzruders aus, welches in seiner Wirkung durch die große Afterflosse unterstützt wird.

Bei Pempheris (Fig. 11), aus der kleinen Familie der Kurtiden, liegen die Verhältnisse ähnlich. Die Schwanzflosse ist allein genommen isobatisch, in Verbindung mit der großen Afterflosse bildet der schmale, keilförmig nach unten zugespitzte Schwanz (vgl. die

Querschnittsfigur) ein epibatisches Wrickruder, welches den Grundfisch offenbar in der abgebildeten Stellung fortschreiten lässt.

Aus der Familie der Gymnotiden erwähne ich besonders Sternopygus (Fig. 12) und Rhamphichthys (Fig. 13). Sternopygus schließt sich völlig an Pempheris an, nur dass ihm eine eigentliche Schwanzflosse gänzlich fehlt. Rhamphichthys ist das Gegenstück zu dem hypobatischen Trichiurus (Fig. 8); beide haben keine Schwanzflosse, bei Rhamphichthys ist nur die Afterflosse, bei Trichiurus nur die Rückenflosse in ganzer Länge entwickelt. Hier sei noch besonders auf die Lage der Seitenlinien aufmerksam gemacht. Bei dem epibatischen Rhamphichthys liegt sie nahe der Rückenlinie, bei dem hypobatischen Trichiurus wendet sie sich gleich hinter den Brustflossen ventral, um in geringer Entfernung von der Bauchlinie entlang zu ziehen; immer verläuft sie da, wo der Querschnitt (*q* der Figuren) die größte Breite hat.

Bei Notopterus (Fig. 14) geht die epibatische Afterflosse ganz um das hintere Körperende herum und ersetzt hierdurch die fehlende Schwanzflosse.

Endlich wären noch die merkwürdigen Amphisilinen (Fig. 11) aus der Verwandtschaft der Fistularien zu erwähnen, welche in einigen Arten aus der Mosambikstraße im Hamburger Museum vorhanden sind. Herr Dr. PFEFFER machte mich auf diese seltsamen Thiere aufmerksam. Sie haben einen messerklingenförmigen, durchsichtigen Körper, dessen oberer Rand hinten in einen langen Stachel ausläuft. Dieser Stachel ist der erste Flossenstrahl der weit nach hinten gerückten Rückenflosse, die im Verein mit der dicht darunter stehenden Schwanz- und Afterflosse ein einziges epibatisches Wrickruder zu bilden scheint.

Zum Schluss sei noch hervorgehoben, dass die Formen der Schwanzflossen uns nur über die Möglichkeit einer epibatischen oder hypobatischen Wirkung Aufschluss geben. Es bleibt immer zu bedenken, dass diese Nebenwirkungen nur dann auftreten können, wenn durch freie, normale Wrickbewegungen im Wasser auch die vortreibende Hauptwirkung ausgelöst wird.

Der in seiner Gestalt an die Aale erinnernde Schleimfisch, Blennius, besitzt einen schmalen, steiferen ventralen und einen breiteren, weicheren dorsalen Flossensaum. Das Schwanzruder ist also zweifellos hypobatisch. Demnach ist der Fisch kein Bewohner oberer Wasserschichten, sondern ein typischer Grundfisch, der — wie man im Aquarium beobachten kann, — mit seiner ventralen

Flosse in starken Krümmungen den Sand des Meeresbodens langsam durchpflügt, wie eine Schlange, die im Grase kriecht.

Der Stichling (Gasterosteus) trägt an seinem dünnen Körperende eine vollkommen symmetrische, fächerförmige Schwanzflosse, die ohne Bevorzugung des oberen oder unteren Randes in gleichen Abständen mit gleichförmigen, feinen Flossenstrahlen ausgesteift wird. Die Flosse ist also vollkommen »isobatisch«, wenn sie, wie es geschieht, mit dichter zusammengelegten Flossenstrahlen — einem zusammengefalteten Fächer ähnlich — bei energischen Wrickbewegungen verwendet wird. Sobald aber der Fisch ruhig im Wasser steht, benutzt er die entfaltete Schwanzflosse, um mit ihr (wie namentlich auch mit den gleichgestalteten Brustflossen, die dann in einer vertikalen Querebene stehen) einen das Herabsinken verhindernden Auftrieb zu erzeugen. Die Schwanzflosse wird für sich, ohne jede Seitenbewegung der Wirbelsäule, in eine gegen den unteren Rand fortschreitende Wellenbewegung versetzt, welche zusammen mit der analogen Bewegung der Brustflossen die Wirkung der Schwere ausgleicht. Der typisch isobatische Schwanz des Stichlings ist also doch zu einer, wenn auch stationären epibatischen Wirksamkeit befähigt.

Diese beiden Beispiele, die sich leicht durch weitere Studien im Aquarium vervollständigen lassen, mögen zeigen, wie ungemein interessant und mannigfaltig die Bewegungen der Fische sind, und wie wichtig es für die wissenschaftliche Beurtheilung der Flossenformen ist, den Gebrauch der Organe am lebenden Thiere zu beobachten.

Hamburg-Uhlenhorst, 8. Juni 1895.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1. Heterocerker oder epibatischer Schwanz von Carcharias glaucus. *q*, Querschnitt in der Richtung des Pfeiles.

Fig. 2. Eben so, von Acipenser Sturio.

Fig. 3. Ichthyosaurus quadriscissus, rekonstruirt von Prof. E. Fraas (N. Jahrb. f. Min. 1892, Bd. II).

Fig. 4. Ungleichlappiger, hypobatischer Schwanz von Exocoetus.

Fig. 5. Schwanz von Crocodilus spec. *q*, Querschnitt.

Fig. 6. Schwanz der Wasserschlange Platurus laticaudatus.

Fig. 7. Schwanz von Chaetostomus dolichopterus. Fam. Siluriden.
Fig. 8. Trichiurus lepturus. *q*, Querschnitt.
Fig. 9. Schwanz einer jungen Scholle nach AGASSIZ.
Fig. 10. Coilia clupoides. Fam. Clupeiden.
Fig. 11. Pempheris otailensis. Fam. Kurtiden. Tahiti. *q*, Querschnitt.
Fig. 12. Sternopygus virescens. Fam. Gymnotiden. Rosario. *q*, Querschnitt.
Fig. 13. Rhamphichthys Blochii. Fam. Gymnotiden. S. Amerika. *q*, Querschnitt.
Fig. 14. Notopterus spec. Süßwasser. Ostindien. *q*, Querschnitt.
Fig. 15. Amphisile strigata. Pelew-Inseln.
S, Schwimmblase;
R, Rückenflosse mit dem nach hinten gerichteten stachelförmigen ersten Flossenstrahl *St* derselben;
C, Schwanzflosse;
A, Afterflosse;
q, Querschnitt.

Beiträge zur Anatomie, Systematik und geographischen Verbreitung der Nemertinen.

Von

Dr. Otto Bürger,

Privatdocent und Assistent am zoologischen Institut zu Göttingen.

Mit Tafel II und III.

Die Beschreibung der in dem vorliegenden Aufsatze enthaltenen Nemertinen ist der Extrakt der Revision eines sehr großen Nemertinenmaterials. Dasselbe umfasst den gesammten Nemertinenbesitz des Berliner und einen großen Theil des Hamburger Naturhistorischen Museums, einschließlich der Nemertinenausbeute, welche Möbius von Mauritius, und Michaelsen vom Feuerlande heimführte, ferner die der Willem Barents-Expedition und Niederländischen Polarexpedition und endlich die von Chierchia an Bord des Vettor Pisani gemachte.

Seine Bearbeitung vornehmlich setzt mich in den Stand, Einiges über die geographische Verbreitung dieser Würmer zu bringen, über die wir bisher kaum viel mehr wissen, als dass sie in allen Meeren der tropischen und gemäßigten Zonen leben und auch in den arktischen und antarktischen noch zu Hause sind.

Es ist wahrscheinlich, dass eine große Anzahl Nemertinen-Gattungen vom einen bis zum anderen Pol verbreitet ist, so weit der Meeresgrund überhaupt von Würmern besiedelt ist. Ein derartig kolossales Verbreitungsgebiet besitzt die Gattung *Cerebratulus*, welche, wo immer gedredgt wurde, sei es an der Küste Grönlands, auf dem Grunde der Barents-See, an den Küsten der Nordsee, der nordamerikanischen, des atlantischen Oceans, im Mittelmeer, indischen Archipel, an den Gestaden der Magelhaensstraße oder Südgeorgiens in großer Fülle zu Tage gefördert wurde. Freilich nimmt

der Reichthum an Arten, so viel die Ausbeute der bisherigen Expeditionen lehren, in den kalten Meeren sehr bedeutend ab. Er erreicht seinen Höhepunkt in den warmen und tropischen, so z. B. im Mittelmeer und Indischen Archipel; in der Nordsee ist die Artenzahl schon sehr reducirt. Merkwürdigerweise ähneln sich die arktischen und antarktischen Arten nicht allein im Habitus, sondern auch in ihrer Organisation außerordentlich und erinnern auffällig an *Cerebratulus marginatus*, welcher von allen Cerebratulen die weiteste Verbreitung besitzt, indem er sich von den Küsten Norwegens und Schottlands westlich bis zum amerikanischen Kontinent, südlich bis Madeira und außerdem im Mittelmeer ausbreitet.

Cerebratulus wird von der Gattung *Amphiporus* und *Tetrastemma* begleitet. Von beiden sind auch gewisse Arten (*A. pulcher*, *lactifloreus*, *T. candidum*) an den Küsten Grönlands, Großbritannien, Skandinaviens und des Mittelmeeres, also in einem mindestens eben so ausgedehnten Gebiete wie *C. marginatus* beobachtet worden.

Andere Gattungen besitzen ein wesentlich eingeschränkteres Verbreitungsgebiet. *Drepanophorus* lässt wahrscheinlich die arktischen Meere frei, *Eupolia* beschränkt sich sicher in ihrem Vorkommen auf die wärmeren und tropischen Meere. Ihr Verbreitungsgebiet ist ein sehr scharf begrenztes. Es reicht nördlich nicht über den 45., südlich nicht über den 40. Breitengrad hinaus. In den europäischen Gewässern drängt sie sich am weitesten im Mittelmeer, nämlich bis Triest nach Norden vor, und in den ostasiatischen ist sie noch an der Süd-Ostküste Japans in der Nähe der Miaki-Insel aufgefunden worden. Als die südlichsten Punkte ihres Vorkommens haben vorläufig Mauritius und New Ulster zu gelten. In diesem breiten Gürtel sind die Eupolien überall sehr zahlreich angetroffen worden.

Die Zahl der Arten von *Eupolia*, welche den Gürtel bevölkert, ist eine sehr geringe. Es sind mir nur 15 bekannt, von denen wahrscheinlich einige ihre Existenz nur dem Umstande verdanken, dass ungenügend konservirte Exemplare untersucht wurden. Daraus folgt, dass die Arten, wenn die Eupolien trotzdem sehr häufig sind, im Allgemeinen eine sehr große Verbreitung haben müssen. Das ist in der That der Fall. So ist *Eupolia delineata* an der Südküste Spaniens, den Cap Verde-Inseln, im Mittelmeer, im westindischen Archipel (Barbados), an der Ostküste Afrikas (Sansibar), Mauritius, im ostindischen Archipel und bei den Marianneninseln zu Hause.

Im Wesentlichen dasselbe Verbreitungsgebiet besitzt *E. curta*, dasselbe umfasst aber sogar noch den australischen Archipel bis zu den Paumatuinseln. Im ostindischen Archipel befindet sich das Centrum der Verbreitung von *E. hemprichi*. Von diesem aus schiebt sie sich westlich ins Rothe Meer bis in die Nähe des Suezkanales, sodann bis zur afrikanischen Küste (Sansibar) und Mauritius vor, nördlich indess nur bis zu den Karolineninseln, südlich und westlich in den australischen Archipel bis nach Neu-Caledonien und den Samoainseln. Fast nur auf den indischen Archipel beschränkt ist *E. quinquelineata*; sie dehnt sich nur erheblich weiter nach Norden, nämlich bis zu den Loo-Choo-Inseln, aus. Eine dem australischen Archipel ausschließlich angehörende Art ist vielleicht *E. lineolata*. eine auf die Nachbarschaft von Mauritius beschränkte *E. mediolineata*. In der Nähe der Westküste des amerikanischen Kontinents tritt eine neue Art, *E. mexicana*, auf, die dort einen weiten Verbreitungsbezirk zu besitzen scheint. Sie wurde bisher bei den Galapagosinseln, Panama und Mazatlan gefunden, also im Gebiet des Äquators bis zum nördlichen Wendekreis.

Die ausgedehnte Verbreitung von *Drepanophorus* begründet sich auf noch weniger Arten, nämlich in der Hauptsache nur auf *D. spectabilis* und *crassus*. Ersterer findet sich an der an den Kanal grenzenden und der atlantischen Küste Frankreichs von Guernsey und Roscoff an südlich bis zu den Cap Verde-Inseln und im Mittelmeer an den Küsten Italiens und Siciliens, letzterer ebenfalls an der atlantischen Küste Frankreichs vom Kanal ab südlich bis Madeira, ferner im Mittelmeer, außerdem bei Mauritius, den Samoa- und Tongainseln östlich bis Panama und nördlich bis zu den Kerguelen und Tasmanien. Über die Verbreitung der übrigen Nemertinengattungen lässt sich vor der Hand nichts Sicheres aussagen, und somit befinden wir uns noch sehr am Anfang der Erkenntnis der geographischen Verbreitung der Schnurwürmer.

Was die in diesem Aufsatze enthaltenen anatomischen Ergebnisse anlangt, so sei besonders auf *Carinoma patagonica*, eine nahe Verwandte der interessanten aber seltenen *Carinoma armandi* hingewiesen.

Protonemertini. Die Seitenstämme liegen außerhalb des Hautmuskelschlauches im Epithel oder zwischen Epithel und Grundschicht. Der Hautmuskelschlauch setzt sich aus einer nach außen gelegenen Ring- und einer nach innen gelegenen Längsmuskelschicht zusammen.

Eine Cutis fehlt. Der Mund liegt hinter dem Gehirn; ein Blinddarm und Stilettapparat ist nicht vorhanden.

Carinella spec.

Es liegen mir 1) mehrere stark verknäuelte, gleichmäßig gelbbraun gefärbte Spiritusexemplare von Uschuaia vor, 10 Faden (coll. MICHAELSEN), welche durch ihre innere Organisation an *Carinella rubicunda* erinnern. Es ist eine Kopfdrüse vorhanden, das Rhynchodäum von einem Drüsenepithel ausgekleidet und die Cerebralorgane liegen in der Tiefe des auffallend hohen Hautepithels und stellen ziemlich große, an Drüsenzellen sehr reiche Gebilde vor. Da über das Aussehen der Thiere im Leben gar keine Notizen gemacht sind, sehe ich von einer näheren Bestimmung ab. 2) Ein Exemplar vom Feuerland, westlich vom Port Pantalon, 7 Faden, das ich nicht genauer untersucht habe (coll. MICHAELSEN).

Mesonemertini. Die Seitenstämme liegen im Hautmuskelschlauch in dessen Längsfibrillenschicht. Der Hautmuskelschlauch ist zweischichtig, indem außerhalb der Längsfibrillenschicht noch eine von Ringfibrillen sich entwickelt hat. Eine Cutis fehlt, eben so ein Blinddarm und Stilettapparat. Der Mund liegt hinter dem Gehirn.

Carinoma patagonica nov. spec.

(Tafel III, Fig. 1—9.)

Zu meiner großen Überraschung erwies die nähere Untersuchung einer etwa $3^1/_2$ cm langen und $2^1/_2$ mm breiten Nemertine, mit vom Rumpfe abgesetzten radförmigen Kopfe, welche von MICHAELSEN in der Magelhaensstraße, Punta Arenas, am Strande gesammelt war, dass ich in ihr eine Angehörige des Genus *Carinoma* vor mir hatte, von dem bis jetzt nur eine Art, nämlich *C. armandi*, bekannt ist, welche in nur wenigen Exemplaren von McINTOSH bei Southport (England) gefunden wurde. Sie stimmt mit *C. armandi* in ihrer inneren Organisation im Wesentlichen überein. Über ihr Aussehen im Leben fehlen leider Angaben. Die hervorstechendsten Unterschiede unserer Art von *C. armandi* liegen im Bau des Exkretionsgefäßsystemes, das, obgleich noch kürzer als bei *C. armandi*, doch viel stärker verzweigt ist und sich auffällig weit in die Seitengefäße hineinwölbt. Da der histologische Erhaltungszustand des mir vorliegenden Objektes ein sehr guter ist, so überzeugte ich mich an den Schnitten

ganz sicher, dass von einer Kommunikation der Nephridienenden mit den Blutgefäßen in keinem Fall die Rede sein kann, sondern die Enden stets vom Epithel der Blutgefäße, das freilich sehr dünn ist, umhüllt sind. Die innere Ringmuskelschicht ist bei *C. patagonica* noch dicker als bei *C. armandi.* Die dorsalen Ganglien sind trotz des Mangels der Cerebralorgane ziemlich groß. Von den ventralen Ganglien geht ein Paar starker Schlundnerven an den unmittelbar hinter dem Gehirn liegenden Mund ab. Es sind ein Paar Rhynchocölomgefäße und Rhynchocölomseitengefäße vorhanden. Beide gehen in der Gehirngegend von den Seitengefäßen ab. Die Rhynchocölomgefäße hören schon bald nach ihrem Ursprunge, die Rhynchocölomseitengefäße aber erst in der Gegend der Nephridien auf. Das einzige mir vorliegende Stück ist ein Männchen und enthält annähernd reife Geschlechtsprodukte. Die Geschlechtssäcke beginnen hinter der inneren Ringmuskelschicht, münden am Rücken aus und alterniren mit den Darmtaschen.

Cephalothrix spec.?

Mir liegt vor 1) ein Exemplar in Bruchstücken, worunter der Kopf sich befindet, das in seiner inneren Organisation mit *C. bipunctata* übereinstimmt. Indessen liegt der Mund dichter als dort hinter dem Gehirn, was aber eine Folge der Kontraktion sein mag. Fundort Ancud; coll. Chierchia. 2) Ein vorderes Bruchstück von Uschuaia, tiefster Ebbestrand, coll. Michaelsen, das durch seine Organisation an *C. linearis* erinnert.

Metanemertini. Die Seitenstämme liegen innerhalb des Hautmuskelschlauches, welcher sich aus einer nach außen gelegenen Ring- und einer nach innen gelegenen Längsmuskelschicht zusammensetzt. Eine Cutis fehlt. Der Mund befindet sich vor dem Gehirn. Es ist ein Blinddarm und ein Stilettapparat vorhanden.

Eunemertes spec.?

1) Es liegen mir mehrere Exemplare von Enosima (Japan) vor. Über Zeichnung und Färbung sind keine Aufzeichnungen vorhanden. Die Spiritusexemplare sehen gleichmäßig graugelb aus. Die innere Organisation erinnert an *Eunemertes gracilis.* Die Cerebralorgane sind klein und liegen weit vor dem Gehirn. Mund und Rüsselöffnung fallen zusammen. Indess weichen sie von *E. gracilis* wesent-

lich dadurch ab, dass sich zwei Taschen des Blinddarmes bis zum Gehirn nach vorn erstrecken. Eine Kopfdrüse ist nicht vorhanden, aber in der Kopfspitze finden sich rings subepitheliale Drüsenzellen reichlich vor. Coll. HILGENDORF; Bes. N.-H. Mus. Berlin.

2) Verschiedene Exemplare von Navarin, Puerto Toro; Ebbestrand; coll. MICHAELSEN. Mit zahlreichen subepithelialen Drüsenzellen im Kopfe, die sich bis über das Gehirn hinaus in der Gegend der Seitenstämme nach hinten fortsetzen. Die Cerebralorgane sind ebenfalls sehr klein und liegen weit von dem Gehirn. Der Blinddarm reicht nicht bis zum Gehirn nach vorn.

Amphiporus stanniusi (Grube).

Tafel III, Fig. 10.)

Akrostomum stannii Grube. Actinien, Echinodermen und Würmer des Adriatischen- und Mittelmeeres. Königsberg 1840. p. 57—60.

Von dem nur noch in wenigen Bruchstücken erhaltenen Originalexemplar habe ich einige Schnitte angefertigt, und da ich dieselbe Art in mehreren vollständigen Exemplaren aus Neapel erhalten habe, feststellen können, dass wir es mit einem *Amphiporus* zu thun haben. Derselbe ist bisher weder von GRUBE noch mir lebend beobachtet worden. Ich habe ihn wahrscheinlich lebend für *Cerebratulus marginatus* gehalten und desshalb nicht weiter beachtet. Die Spiritusexemplare, welche gleichmäßig weißgelb aussehen, messen noch 20—30 cm in der Länge und 10—15 mm in der Breite. Rücken und Bauch sind gleichmäßig gewölbt. Die Seitenränder treten nicht hervor. Der Kopf ist meist deutlich vom Rumpf abgesetzt. Mund und Rüsselöffnung fallen zusammen. Die gemeinschaftliche Öffnung ist auffallend, nämlich $1^1/_2$—2 mm weit nach hinten gerückt. Die Cerebralorgane sind relativ klein. Sie liegen hinter den dorsalen Ganglien über den Seitenstämmen. Der Blinddarm ist kurz und erstreckt sich nicht bis zum Magendarm, der außerordentlich umfangreich ist, nach vorn. Der Rüssel ist sehr dick und lang. Ihn versorgen 14 Nerven. Er besitzt ein gewöhnliches Angriffsstilett und zwei Reservestilettaschen mit zwei bis drei Reservestiletten. Das Rhynchocölom erstreckt sich fast bis zum After. Eine Kopfdrüse ist nicht vorhanden, dagegen sind in der Kopfspitze sehr reichlich überall subepitheliale Drüsenzellen entwickelt. Das Gehirn ist ziemlich klein. Die ventrale Kommissur ist eben so wie die dorsale nach oben stark gewölbt. Die Seitenstämme verlaufen von Anfang bis zu Ende in den Seiten des Körpers

nur wenig der Bauchfläche genähert. Augen sind, wie das schon GRUBE angiebt, nicht vorhanden.

Fundort Neapel; coll. GRUBE, HUBRECHT, LOBIANCO, BÜRGER. Bes. N.-H. Mus. Berlin, Zoologisches Institut zu Utrecht und Göttingen.

Amphiporus bicolor nov. spec.

Diese Art erinnert im Habitus in hohem Maße an *Amphiporus stanniusi*. Sie liegt mir in mehreren zu einander gehörigen Bruchstücken vor. Das ganze Spiritusexemplar ist etwa 10 cm lang, in der Mitte 13 mm breit und 8 mm dick gewesen. *A. bicolor* unterscheidet sich von *A. stanniusi* durch den Besitz zahlreicher, ziemlich großer Augen. Die Cerebralorgane liegen nicht hinter den dorsalen Ganglien, sondern in der vordersten Gehirngegend, und zwar seitlich weit ab vom Gehirn. Eine stark entwickelte Kopfdrüse fehlt. Dagegen sind in der Kopfspitze rings unzählige, subepitheliale, in den Hautmuskelschlauch gebetteten Drüsenzellen entwickelt. In der Gehirngegend finden sie sich nur noch seitlich, und in der Nephridialregion verschwinden sie völlig. Im Hautmuskelschlauch fällt eine ziemlich starke Diagonalmuskelschicht auf. Die Seitenstämme verlaufen ziemlich seitlich im Körper. Das Gehirn ist relativ klein. Der Rüssel enthält 20 Nerven. Blinddarm und Rhynchocölom verhalten sich wie bei *A. stanniusi.*

Fundort Br. 75° 49′ N; L. 53° 41′ O. (Barentsmeer), 680 Meter tief.

Amphiporus michaelseni nov. spec.

Ist in sehr großer Anzahl von MICHAELSEN in der Magelhaensstraße, Punta Arenas, Ebbestrand, gesammelt worden. Die Spiritusexemplare sind 2—3 cm lang und 2—2½ mm breit. Der Kopf ist nach MICHAELSEN's Aufzeichnung im Leben ein wenig verbreitert, der Rücken des Vorderkörpers rothbraun oder rauchgrau gefärbt, sonst herrscht am Körper eine weißgraue Färbung vor. A. michaelseni erinnert in seiner Organisation (eben so wie durch seine Färbung) an *A. dubius*. Der Ösophagus mündet in das Rhynchodäum, der Blinddarm erstreckt sich nicht bis zum Gehirn nach vorn. Der Rüssel enthält ein schlankes Angriffsstilett, zwei Taschen mit je drei Reservestiletten und wird von 13 Nerven durchzogen. Die Cerebralorgane liegen ziemlich weit vor dem Gehirn. In der Kopfspitze sind viele subepitheliale Drüsenzellen entwickelt. Sie finden sich

auch noch etwas hinter dem Gehirn. Es sind, aber nicht sehr zahlreich, ziemlich große Augen vorhanden.

Amphiporus groenlandicus Oersted.

A. S. Oersted, Entwurf einer systematischen Eintheilung und spec. Beschreibung der Plattwürmer. Kopenhagen 1844. p. 95.

Ist nach Oersted im Leben gelbbraun gefärbt und wird 8 cm lang. Die mir vorliegenden Spiritusexemplare sind 4—6 cm lang und ca. 5—7 mm breit. Der Rücken sieht dunkelbraun, der Bauch hellbraun aus. Der Körper hat viel Ähnlichkeit mit *A. marmoratus.*

Innere Organisation. Am auffälligsten sind die massenhaft vorhandenen Kopfdrüsenzellen. Sie bilden eine dicke subepitheliale vollständige Ringschicht, welche von der Kopfspitze weit über das Gehirn hinaus bis in die Gegend der Exkretionsgefäße hinein nach hinten sich ausdehnt. Der Rüssel ist sehr kräftig und enthält 16 Nerven. Es sind nur zwei Reservestiletttaschen vorhanden, welche wenige (zwei bis drei) Reservestilette enthalten. Der Ösophagus mündet in das Rhynchodäum. Vom Blinddarm stülpen sich ein Paar seitliche Taschen bis in die nächste Nähe des Gehirns nach vorn. Jedes Exkretionsgefäß besitzt nur einen Ausführgang, welcher an der Bauchfläche nach außen sich öffnet. Die Cerebralorgane liegen vor dem Gehirn und sind ziemlich groß.

Fundort Grönland (Julianehaab); Bes. N.-H. Museum Berlin.

Drepanophorus crassus (Quatrefages) Hubrecht.

Cerebratulus crassus Quatrefages, Recherches anatomiques et zoologiques faites pendant un voyage sur les côtes de la Sicile etc. 1846—1847. 2. Theil. Tab. XVI, Fig. 14.

Drepanophorus serraticollis Hubrecht, Untersuchungen über Nemertinen aus dem Golf von Neapel. in: Niederl. Arch. Zool. Bd. II. 1874—1875.

Drepanophorus crassus Joubin, Les Némertiens. in: Faune francaise. Paris 1894. p. 146. Tab. III, Fig. 55.

Es liegen mir 1) drei zu einander gehörende Bruchstücke dieser Art vor, unter denen sich Kopf und Rüssel befinden. Dieselbe ist auch an Schnittserien wohl zu erkennen durch das stark nach hinten vorgewölbte Drüsenzellpolster ihrer Cerebralorgane und die 20 für den Rüssel charakteristischen Nerven. Fundort Panama; coll. Chierchia.

2) Zwei vollständige etwa je 6 cm lange und 3—4 mm breite platte Exemplare von Samoa, das eine dort von Upolu. Von diesem

habe ich gleichfalls das Vorderende mikrotomirt und danach die Bestimmung getroffen. Coll. Mus. GODEFROY. Bes. N.-H. Hamburg.

3) Ein zerbrochenes Exemplar von Hapai, Tongainseln, aus Korallen von der Expedition der Gazelle; Bes. N.-H. Mus. Berlin.

4) Mehrere kleine, 3—5 cm lange und 3—4 mm breite Exemplare und ein großes über 10 cm langes und 9 mm breites, die von MÖBIUS bei Mauritius gesammelt wurden. Von einem der ersteren hat MÖBIUS eine schöne farbige Abbildung nach dem Leben entworfen. Nach ihr ist der Rücken seitlich dunkel gelbroth und in der Mitte fast schwärzlich gefärbt. Bes. N.-H. Mus. Berlin.

Heteronemertini. Die Seitenstämme liegen im Hautmuskelschlauch, welcher sich aus einer äußeren und inneren Längs- und zwischen diesen beiden gelegenen Ringmuskelschicht zusammensetzt. Es ist eine Cutis vorhanden. Der Mund liegt hinter dem Gehirn; Blinddarm und Stilettapparat fehlen.

Eupolia delineata (delle Chiaje) Hubrecht.

(Tafel II, Fig. 7*a* u. 7*b*.)

Polia delineata Delle Chiaje, Memoria sulla storia et notomia degli animali senza vertebre del regno di Napoli. Napoli 1823—1829.

Borlasia striata Quoy et Gaimard, Voyage de découvertes de l'Astrolabe. Zoologie. Paris 1833. Bd. IV. p. 286. Tab. XXIV, Fig. 3 u. 4.

Eupolia delineata Bürger, Südgeorgische und andere exotische Nemertinen. in: Zool. Jahrb. Abth. Syst. Bd. VII. 1893. p. 230. Taf. VIII, Fig. 4.

Eupolia delineata Joubin, Les Nemertiens. in: Faune française. Paris 1894. p. 79. Tab. I, Fig. 11.

Diese weit verbreitete Art liegt mir 1) in zwei Exemplaren von Mauritius, coll. MÖBIUS, Bes. N.-H. Mus. Berlin, vor.

Das eine Exemplar ist nach Angabe von MÖBIUS 1,25 m im Leben lang gewesen. MÖBIUS hat eine sehr gute Abbildung nach dem lebenden Thier entworfen. Nach ihr ist die Grundfarbe des braungestreiften Körpers olivengrün.

2) In mehreren Bruchstücken, die von Massiva, Pangani, coll. STUHLMANN, Bes. N.-H. Mus. Hamburg, stammen. Sie haben die charakteristische Streifung gut bewahrt.

3) In einem Exemplar von den Fidschiinseln, coll. Mus. GODEFROY, Bes. N.-H. Mus. Hamburg.

4) In drei Exemplaren von Barbados; coll. EHRHARD; Bes. N.-H. Mus. Hamburg.

Eupolia curta Hubrecht.

(Tafel II, Fig. 6.)

Polia curta Hubrecht, The Genera of European Nemerteans etc. in: Not. Leyd. Mus. Bd. XVIII. p. 209.

Eupolia marmorata Bürger, Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Nemertinen etc. in: Diese Zeitschr. Bd. L. 1890. p. 24. Taf. I, Fig. 11.

Eupolia curta Joubin, Les Nemertiens. in: Faune française. Paris 1894. p. 80. Tab. I, Fig. 12.

Es ist mir, nachdem ich nunmehr eine größere Anzahl von Exemplaren dieser Art, die von den verschiedensten Orten stammen, kennen gelernt habe, nicht mehr zweifelhaft, dass die tropische *Eupolia marmorata* mihi mit der bisher nur im Mittelmeer beobachteten *E. curta* Hubrecht identisch ist. Wahrscheinlich existiren zwei Varietäten der tropischen und subtropischen Vertreter dieser Art, nämlich eine braune oder braunrothe, die sich durch deutlicher hervortretende Streifung und bedeutendere Länge *E. delineata* nähert, und eine dunkle, ins Blauschwarze spielende marmorirte gedrungenere Form, für welche die von mir früher bei *E. marmorata* gegebene Beschreibung und Abbildung zutrifft. Beide Varietäten habe ich minder charakteristisch im Golf von Neapel beobachtet.

Es liegen mir vor von der gestreiften Varietät:

1) Zwei Exemplare von etwa 30 und 80 cm Länge. Das größere besitzt abgesehen von seinen hinteren und vorderen stark verjüngten Enden einen Durchmesser von 8—10 mm. Fundort Ponape; coll. Mus. Godefroy; Bes. N.-H. Mus. Hamburg. 2) Ein Exemplar von etwa 25 cm Länge. Fundort Mauritius; coll. Möbius; Bes. N.-H. Mus. Berlin. 3) Verschiedene Bruchstücke von Neu-Irland. Exped. Gazelle; Bes. N.-H. Mus. Berlin.

Von der marmorirten Varietät: 1) Ein 19 cm langes, vorn 6 mm breites Exemplar. Fundort Palau; coll. Mus. Godefroy; Bes. N.-H. Mus. Hamburg. 2) Ein 15 cm langes, vorn 5 mm breites Exemplar. Fundort Fidschiinseln; coll. und Bes. w. v. 3) Ein etwa 22 cm langes, vorn 7 mm breites Exemplar. Fundort Upolu (Samoainseln); coll. und Bes. w. v. 4) Ein etwa 30 cm langes, vorn 9 mm breites Exemplar. Fundort Nukahiwa, Marquesasinseln; coll. und Bes. w. v. 5) Zwei 20—30 cm lange und 8—10 mm breite Exemplare. Fundort Mauritius; coll. Möbius; Bes. N.-H. Mus. Berlin. 6) Ein etwa 28 cm langes, vorn 5 mm breites Exemplar. Fundort Amboina; coll. Exped. Gazelle; Bes. N.-H. Mus. Berlin. 7) spreche ich als *E. curta* auch

nach dem Studium einer Schnittserie durch das Kopfende eine etwa 12 cm lange, vorn 3 mm breite Eupolia an, welche zwar die charakteristische Zeichnung nicht mehr aufweist (dieselbe geht häufig bei Spiritusexemplaren verloren). Fundort Ancud; coll. Chierchia.

Eupolia quinquelineata (Quoy et Gaimard) Bürger.

Borlasia à cinq lignes (quinquelineata) Quoy et Gaimard. Voyage de découvertes de l'Astrolabe. Zoologie. Paris 1833. Bd. IV. p. 288. Tab. XXIV, Fig. 1 u. 2.

Taenisoma aequale Stimpson, Prodromus descriptionis evertebratorum etc. in: Proc. Acad. nat. sc. Philadelphia 1857. p. 162.

Vgl. auch O. Bürger, Südgeorgische und andere exotische Nemertinen. in: Zool. Jahrb. Abth. Syst. Bd. VII. 1893. p. 234. Taf. VIII, Fig. 2 u. 3.

Es liegen mir mehrere Bruchstücke (der Kopf fehlt) eines etwa 40 cm langen Exemplares dieser leicht zu bestimmenden Art vor. Am hinteren Ende bleiben nur die drei mittleren Rückenlinien deutlich.

Fundort Singapore; coll. v. Martens; Bes. N.-H. Mus. Berlin.

Eupolia septemlineata Stimpson.

Taeniosoma septemlineatum Stimpson, Prodromus descriptionis animalium evertebratorum quae in Expeditione ad Oceanum Pacificum Septentrionalem etc., observavit et descripsit. in: Proc. Acad. N. S. Philadelphia 1857. p. 162.

Eupolia novemlineata Bürger, Südgeorgische und andere exotische Nemertinen. in: Zool. Jahrb. Bd. VII. 1893. p. 236. Taf. VIII, Fig. 5.

Diese Art liegt mir in einem prächtigen, über $^1/_2$ m langen, vollständigen Exemplar vor. Den Rücken zieren sieben, den Bauch zwei schwarze Linien, indess sind nur am Vorderende des Thieres alle Linien des Rückens vorhanden, weiter hinten verlieren sich die seitlichen, so dass nunmehr nur noch die fünf mittleren Linien des Rückens erhalten sind und bei einem Fragmente eine Verwechslung mit *E. quinquelineata* fast unvermeidlich wäre.

Fundort Australien; coll. Mus. Godefroy; Bes. N.-H. Mus. Hamburg.

Eupolia hemprichi (Ehrenberg) Bürger.

Nemertes Hemprichii Hemprich u. Ehrenberg, Symbolae Physicae. Berlin 1831.

Eupolia Brocki Bürger, Untersuchungen über die Anatomie u. Histologie der Nemertinen nebst Beiträgen zur Systematik. in: Diese Zeitschr. Bd. L. 1890. p. 22. Taf. I, Fig. 10.

Als ich das im Besitze des Naturhistorischen Museums zu Berlin befindliche Originalexemplar von *Nemertes Hemprichii* Ehrenberg

sah, erkannte ich sofort, dass dasselbe mit *Eupolia brocki* mihi identisch ist. Das wohlerhaltene Originalexemplar ist noch über 1 m lang, vorn 7 mm breit, platt und bandförmig. Das hintere Ende verjüngt sich zu einem dünnen Faden. Fundort Scherm el Scheel, Rothes Meer.

Von derselben Art liegen mir noch vor:

1) Bruchstücke (mit Kopf) von zwei etwa 25 cm langen und vorn 3 mm breiten Exemplaren. Fundort Insel Baui und Tumbatu; coll. STUHLMANN; Bes. N.-H. Mus. Hamburg. Eine Etikette des Sammlers ist mit der Bemerkung »weiß mit braunem Streif« versehen. Bei dem Exemplare von Tumbatu fehlt der braune Bauchstreif völlig und den braunen Rückenstreif stellt nur eine feine Linie dar. Eben so ist die Kopfbinde sehr fein, der Fleck an der Kopfspitze fehlt.

2) Zwei etwa 10 cm lange bindfadenartige Bruchstücke (ohne Kopf). Fundort Karolinen-Inseln; coll. Mus. GODEFROY; Bes. N.-H. Mus. Hamburg.

3) Ein 1,20 m langes, vorn 5 mm breites Exemplar. Fundort Upolu (Samoa-Inseln); coll. und Bes. w. v.

4) Bruchstücke mit Kopf, welche zusammen etwa 25 cm lang sind. Fundort Insel Ibo, Mozambique; coll. PETERS; Bes. N.-H. Mus. Berlin.

6) Zwei etwa 30 cm lange Exemplare von Neu-Guinea; coll. RHODE, N.-Guinea Comp.; Bes. N.-H. Mus. Berlin. Bei dem einen Exemplar sind die charakteristischen Streifen sehr undeutlich, bei dem anderen völlig verloren gegangen.

Eupolia mediolineata Bürger.

Vgl. O. BÜRGER, Südgeorgische und andere exotische Nemertinen. in: Zool. Jahrb. Abth. Syst. Bd. VII. 1893. p. 231. Taf. VIII, Fig. 1.

Die mir vorliegenden drei Exemplare stammen, wie das von mir früher beschriebene, von Mauritius; coll. MÖBIUS; Bes. N.-H. Mus. Berlin. MÖBIUS hat von einem eine ausgezeichnete Abbildung entworfen, welche die richtige Bestimmung sichert. Nach Angabe von MÖBIUS war ein Exemplar im Leben 3 m lang, vorn 5—6 mm, hinten 1 mm breit. *E. mediolineata* unterscheidet sich von der ganz ähnlich gezeichneten und ähnliche Dimensionen erreichenden *E. hemprichi* dadurch, dass bei ihr sowohl der rothbraune Rücken- als Bauchstreif bedeutend breiter als bei *E. hemprichi* sind und somit

fast die gesammte Rücken- und Bauchfläche einnehmen. Die Exemplare wurden aus löcherigen Korallenblöcken herausgezogen.

Eupolia mexicana Bürger.

Vgl. O. Bürger, Südgeorgische und andere exotische Nemertinen. in: Zool. Jahrb. Abth. Syst. Bd. VII. 1893. p. 236. Taf. VIII, Fig. 6 u. Taf. IX, Fig. 3—6.

Von dieser Art sind zwei Exemplare bei den Galapagos-Inseln und eines bei Panama von Chierchia gesammelt worden. Bei einem ist noch die für diese Art charakteristische Ringelung kenntlich, obwohl die ursprüngliche Färbung vollständig verloren gegangen ist. Die jetzt gelblich weißen (früher wahrscheinlich rein weißen) 1 mm breiten Ringel sind durch etwa 3 mm breite, jetzt bräunliche (früher wahrscheinlich dunkelgrüne) Binden von einander getrennt. Ein Exemplar ist sehr dünn und völlig bandartig, die anderen sind dicker und zeigen eine platte Bauch- und eine stark gewölbte Rückenfläche. Sie besitzen im konservirten Zustande noch die bedeutende Länge von 70—80 cm. Die von mir früher beschriebenen Exemplare dieser Art stammen von Mazatlan.

Eupolia maculosa nov. spec.

(Tafel II, Fig. 2.)

Von dieser Art liegt mir ein vollständiges sehr gut erhaltenes Exemplar vor, das etwa $^1/_2$ m lang und vorn 6 mm breit ist. Nach hinten verjüngt sich der Körper etwas. Der Kopf ist deutlich vom Rumpf abgesetzt. Der Mund bildet eine 3 mm lange Spalte. Die Grundfarbe des Spiritusexemplares ist weißlich grau. Sie wird aber stark verdeckt durch kleine braune Pünktchen, mit denen das Thier überall äußerst dicht gesprenkelt ist. Die Sprenkelung tritt nur am Kopfende, und besonders an der Unterseite desselben minder auffallend hervor, sie ist sonst am ganzen Körper ziemlich gleichmäßig dicht.

Ein Schnitt durch das vordere Körperende zeigt, dass *E. maculosa* eine Cutis besitzt, in der die Bindegewebsschicht nicht sehr stark entwickelt ist, dagegen die Cutisdrüsen massenhaft zu dicken Ballen vereinigt vorhanden sind.

Fundort Ponape; coll. Mus. Godefroy; Bes. N.-H. Mus. Hamburg.

Eupolia lineolata nov. spec.

(Taf. II, Fig. 4 u. 8.)

Von dieser sehr charakteristisch gezeichneten Art liegt mir ein langes, vorderes Körperbruchstück mit Kopf und ein ganzes Exem-

plar mit zwei Theilstücken vor. Letzteres misst etwa 26 cm in der Länge, und abgesehen von dem verjüngten hinteren Ende 8—10 mm in der Breite. Der Kopf ist ein wenig abgesetzt, der Mund ist ein kleines rundes Loch. Die Grundfarbe des Körpers ist hell weißgrau und wahrscheinlich im Leben rein weiß gewesen. Dieselbe wird überall am Körper unterbrochen durch braune, bald ganz kurze (wenige Millimeter lange), bald längere (mehrere Centimeter lange) Längsstriche. Die Striche verlaufen alle mit einander parallel und sind am Rücken dichter und zahlreicher vorhanden als am Bauche. Am hinteren Körperende vereinigen sich die Striche zu langen Linien, so dass hier der Körper gestreift aussieht, im Gegensatz zu vorn, wo er gestrichelt erscheint.

Die Anatomie des Kopfes von *E. lineolata* erinnert in hohem Maße an *E. curta*. Gehirn und Cerebralorgane verhalten sich ganz wie bei dieser Art. Insonderheit sind auch kleine, in dorsoventraler Richtung in den Kopf einschneidende Schlitze vorhanden, aus denen die Cerebralkanäle abgehen. Viele kleine Augen sind hauptsächlich in die Cutis eingebettet. In der Mundgegend ist die Bindegewebsschicht der Cutis nur dünn. Die Cutisdrüsen sind in langen Bündeln, welche sehr dicht stehen, angeordnet. Die Kopfdrüse ist mindestens eben so stark wie bei *E. curta* entwickelt. Ihre dicken Schläuche lagern rings in der äußeren Längsmuskelschicht und finden sich noch in der Mundgegend, bis zu welcher sich meine Schnittserie erstreckt, vor. Die braunen Striche der Körperoberfläche verdanken ihre Existenz einem braunen Pigment, das sich an den betreffenden Orten im Epithel und in der oberen Schicht der Cutis vorfindet und auch noch an gefärbten Schnitten sehr auffällt.

Fundort Paumatu-Ins. und Upolu (Samoains.); coll. Mus. Godeffroy, Bes. N.-H. Mus. Hamburg.

Eupolia antillensis nov. spec.

Diese Art liegt mir in einem etwa 75 cm langen und 6—7 mm breiten Bruchstücke vor, dem der Kopf fehlt. Der Rücken des Spiritusexemplares ist braun marmorirt, die Seitenränder und der Bauch zeigen von der Marmorirung dagegen gar nichts und sehen weißlich gelb aus. Ich glaube zu derselben Art noch ein eben so langes vollständiges, etwas breiteres und platteres Exemplar rechnen zu müssen, bei welchem der Bauch grau gefärbt ist, dessen Rücken

und Seitenränder aber wie bei dem anderen Exemplar gefärbt und gezeichnet sind.

Fundort Barbados; coll. EHRHARDT; Bes. N.-H. Mus. Hamburg.

Poliopsis lacazei Joubin.

(Taf. II, Fig. 1*a* bis 1*d*.)

Vgl. L. JOUBIN, Recherches sur les Turbellaries des cotes de France (Némertes). in: Arch. Zool. exp. gén. (2) Bd. VIII. Paris 1890. p. 521. Tab. XXV, Fig. 3 u. 4 und Les Némertiens. in: Faune française. Paris 1894. p. 82. Tab. I, Fig. 15 u. 16.

Vor mir liegen drei Spiritusexemplare einer Heteronemertine von Mauritius, deren sichere Bestimmung durch eine farbige Abbildung und verschiedene Skizzen des Kopfes, die MÖBIUS nach dem lebenden Thiere entwarf, ermöglicht ist. Einige handschriftliche Aufzeichnungen begleiten die Bilder in ergänzender Weise. Es zeichnet sich diese im Leben 50 cm lange und 5—7 mm breite Nemertine, welche »fast drehrund, oft auch flach und faltig« ist und eine gleichmäßig »grauröthliche« Färbung besitzt, vor Allem durch die am Kopf befindlichen Längsfurchen aus. Derselbe besitzt, wie das JOUBIN zuerst hervorhob, eine dorsale und ventrale mediane Längsfurche. Nach hinten begrenzen den Kopf ein Paar ziemlich tiefe, dorsal beinahe an einander treffende Querfurchen. (Dieselben verhalten sich wie die für die Metanemertinen charakteristischen »Kopffurchen«.) Außerdem soll nach MÖBIUS auch je eine seitliche Längsfurche vorhanden sein. Der Kopf ist gewöhnlich etwas »eingezogen« und abgeplattet. Es sind sehr viele kleine Augen (sicher 40 jederseits im Kopfe) vorhanden. Der einzige Unterschied zwischen unseren Exemplaren und den von JOUBIN zu Banyuls am Mittelmeer aufgefundenen besteht in der Färbung, die bei letzteren dunkelrosa ist; in der Mitte des Körpers schimmert der Darm in seiner ganzen Länge gelb durch. Bes. N.-H. Mus. Berlin.

Lineus purpureus (Johnston).

Nemertes purpurea Johnston, in: Mag. Zool. and Bot. Bd. I. p. 537. Tab. XVIII, Fig. 3.

Nemertes purpurea Grube, Bemerkungen über einige Helminthen und Meerwürmer. in: Arch. Naturgesch. Bd. I. 1855. p. 150.

Borlasia purpurea Johnston, in: Catalogue of the British Non-parasitical worms of the Brit. Mus. London 1865. p. 21 u. 290.

Diese besonders von GRUBE ausführlich beschriebene Form liegt mir in mehreren Originalexemplaren aus dem Berliner N.-H. Mus.

vor. Sie wird nach GRUBE im Leben 10—15 cm oder selbst über $^1/_2$ m lang, aber höchstens 1 mm breit. »Der Rücken hat eine schmutzig erdbraune, etwas ins Grüne spielende, bald dunklere, bald hellere Färbung und erscheint am Kopfende blutroth unterlaufen.« Seitenränder, Kopfspalten und Mund sind weißlich grau gesäumt; der Bauch ist stets heller als der Rücken und unrein gelb gefärbt. Es sind etwa 12 in zwei Reihen angeordnete Augen vorhanden.

GRUBE fand diese Art bei Dieppe in den Klüften der Kreideklippen, JOHNSTON in der Berwickbay.

Auch die Spiritusexemplare weisen noch eine sehr beträchtliche Länge auf. Sie sind drahtförmig und erinnern an *L. lacteus*, von dem sie sich durch ihre innere Organisation indessen auffällig unterscheiden. Der Mund liegt ganz dicht hinter dem Gehirn (bei *L. lacteus* ist er sehr weit von demselben entfernt nach hinten gerückt). Die Cutisdrüsenzellen sind kurz und bilden in der Vorderdarmgegend eine Schicht, welche nicht so dick als die äußere Längsmuskelschicht ist. Nirgends reichen sie bis an die Ringmuskelschicht, wie bei *L. lacteus*, hinan. Die Kopfdrüse ist stark entwickelt, ihre Schläuche liegen über und unter dem Rhynchodäum sehr dicht bei einander, hören aber alle vor dem Gehirn auf. Die Kopfspalten müssten etwa doppelt so tief sein, wenn sie bis auf das Gehirn einschneiden sollten. Die Cerebralorgane liegen über den Seitenstämmen.

Lineus albovittatus Bürger.

(Tafel II, Fig. 5*a* u. 5*b*.)

Cerebratulus albovittatus Bürger, Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Nemertinen, nebst Beiträgen zur Systematik. in: Diese Zeitschrift Bd. L. 1890. p. 11. Taf. I, Fig. 1.

Es liegen mir von dieser Art vor:

1) Ein Exemplar mit noch deutlich sichtbarer Kopfzeichnung. An Stelle der ursprünglich grünen Färbung des Körpers ist eine hell graugrüne getreten. Länge etwa 8 cm, Breite 6 mm. Charakteristisch ist auch der auffallend (7 mm) lange Mundschlitz. Fundort Atapupo auf Timor aus Korallen; coll. Exped. Gazelle; Bes. N.-H. Mus. Berlin.

2) Ein ähnliches Stück von Matuka unter Korallen; coll. Exped. Gazelle; Bes. N.-H. Mus. Berlin.

3) Bruchstücke eines Exemplares, das MÖBIUS gesammelt und im Leben gemalt hat. Nach den schriftlichen Anmerkungen des

Sammlers ist der von ihm gemalte *Lineus albovittatus* 30—40 cm lang, 4—10 mm breit gewesen, »fast drehrund bis bandförmig, dunkel sammetgrün, oft mit bläulichem Schimmer, runzelt sich bei Berührung«. Kopf oben und unten mit weißem Zickzackbande umgürtet, breiter als der »Hals«, vorn abgestutzt und in der Mitte eingekerbt. »Jederseits im Kopfe sieht man mehrere Augen. Auch am Kopfe des Spiritusexemplars tritt die charakteristische Kopfzeichnung noch deutlich hervor. Fundort Mauritius; Bes. N.-H. Mus. Berlin.

Lineus psittacinus Bürger.

Cerebratulus psittacinus Bürger, Untersuchungen über die Anatomie u. Histologie der Nemertinen etc. in: Diese Zeitschr. Bd. L. 1890. p. 13. Taf. I, Fig. 2.

Ein Vergleich insbesondere der Schnittserien durch den Kopf eines der beiden mir von Upolu vorliegenden Exemplare mit den von mir früher als *C. psittacinus* beschriebenen Lineiden von Amboina ergiebt völlige Übereinstimmung.

Das eine Exemplar ist über 40 cm, das andere etwa 10 cm lang; die Breite beträgt bei beiden 3 mm. Ich habe meiner früheren ausführlichen Beschreibung dieser Art nichts hinzuzufügen. Coll. Mus. Godefroy; Bes. N.-H. Mus. Hamburg.

Lineus aurostriatus Bürger.

Cerebratulus aurostriatus Bürger, Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Nemertinen etc. in: Diese Zeitschr. Bd. L. 1890. p. 21. Taf. I, Fig. 8.

Es liegt mir nur ein Bruchstück dieser Art vor; dasselbe zeigt deutlich die charakteristische Zeichnung, nämlich dorsal eine braune Mittellinie, die jederseits von einer goldgelben begrenzt wird. Die diese wiederum einfassenden braunen Seitenlinien treten nur wenig hervor. Das Bruchstück stellt ein vorderes Körperende vor und ist etwas über 2 cm lang.

Fundort Singapore; coll. v. Martens; Bes. N.-H. Mus. Berlin.

Micrura (oder Lineus) spec.?

1) Aus einer Tiefe von 50 m hat Chierchia in der Magelhaensstraße verschiedene etwa 2 mm breite und 5—6 cm lange Nemertinen gedredgt, welche weder äußerlich noch innerlich derart auffallende Merkmale zeigen, dass sie eine Wiedererkennung wahrscheinlich machen würden. Das Epithel führt reichlich Flaschendrüsenzellen mit einem wahrscheinlich grünen Sekret. Die Cutis ist in der Vorderdarm-

region etwa so dick als die äußere Längsmuskelschicht. Gegen diese ist die mit Längsmuskelfibrillen durchsetzte Drüsenschicht durch eine dünne Bindegewebsschicht abgesetzt. Die Kopfspalten müssten etwa um ein Drittel tiefer sein, sollten sie bis auf das Gehirn einschneiden. Sie überragen den Ursprung des Cerebralkanals nicht nach hinten. Die Seitenstämme liegen vorn unter, hinten neben den Cerebralorganen. Der Mund liegt etwas hinter den Cerebralorganen. Die Kopfdrüse ist sehr schwach entwickelt. Augen habe ich an den Schnittserien nicht entdecken können.

2) Ein etwa $3^1/_2$ cm langes Exemplar, das an M. tristis erinnert, von Ibo, Mozambique; coll. PETERS; Bes. N.-H. Museum Berlin.

Lineus spec.?

1) Es sind verschiedene Stücke von einem *Lineus* von CHIERCHIA gesammelt worden, dessen Organisation sich vor Allem durch die sehr stark entwickelte, zwischen äußerer Längs- und Ringmuskelschicht gelegene Nervenschicht auszeichnet. Ferner ist als Merkmal hervorzuheben, dass die Seitenstämme unter den Cerebralorganen gelegen sind, die Kopfspalten nicht bis auf das Gehirn einschneiden und der Mund etwas von den Cerebralorganen sich nach hinten entfernt hat. In Folge dessen sind die Schlundnerven, welche auch sehr dick sind, sehr lang. In der Vorderdarmregion des Körpers ist die starke auch mit Längsmuskelfasern reichlich durchsetzte Drüsenschicht der Cutis durch eine etwa halb so dicke Bindegewebsschicht gegen die äußere Längsmuskelschicht des Hautmuskelschlauches abgegrenzt. Es sind ferner viele kleine Augen vorhanden, die jederseits an den Kopfspalten liegen. — Trotz dieser mannigfaltigen Merkmale wage ich es nicht, für diese Lineide eine Art aufzustellen, da das mir vorliegende, etwa 10 cm lange und 3—4 mm breite Spiritusexemplar äußerlich so gar nichts Charakteristisches bietet und von dem Sammler über das lebende Thier nichts vermerkt vorden ist. Fundort Costa Baja, Eden; Patagonien.

2) Ein an *Lineus psittacinus* erinnerndes Exemplar von Singapore; coll. v. MARTENS; Bes. N.-H. Mus. Berlin.

Micrura (Lineus?) glandulosa nov. spec.

Das mir vorliegende Exemplar dieser nach ihrer inneren Organisation wohl wieder zu erkennenden Art ist nur $1^1/_2$ cm lang und wenig über 1 mm breit. Es ist drehrund und sieht jetzt gelblich-

roth aus und weist weder eine Zeichnung noch sonstige äußerlich auffallende Eigenthümlichkeiten auf.

Das Merkwürdigste am inneren Bau von *M. glandulosa* sind die außerordentlich stark entwickelten Chitindrüsenzellen. Dieselben durchsetzen nämlich die äußere Längsmuskelschicht in ihrer ganzen Dicke, so dass sie bis an die Ringmuskelschicht und die Seitenstämme hinanreichen. Dadurch erinnert die Art an *Lineus lacteus*, von dem sie sich aber selbst, wenn sie dem Genus *Lineus* zuertheilt werden müsste, was sich am Spiritusexemplar nicht sicher entscheiden lässt, durch die Lage des Mundes unterscheidet. Derselbe befindet sich nämlich bei *M. glandulosa* noch unter den Cerebralorganen (bei *Lineus lacteus* dagegen sehr weit vor diesen). Ferner sind die Kopfdrüsenzellschläuche sehr stark entwickelt und erfüllen die Kopfspitze fast vollständig, enden aber meist vor dem Gehirn. Nur ventral erstreckt sich ein Bündel derselben bis in die vordere Gehirnregion nach hinten. Die Kopfspalten müssten etwa doppelt so tief sein, wenn sie bis auf das Gehirn einschneiden sollten. Sie überragen den Ursprung des Cerebralkanals nicht nach hinten. Die Seitenstämme liegen unter den Cerebralorganen. Augen sind wahrscheinlich nicht vorhanden. Im Epithel stehen die Flaschendrüsenzellen auffallend dicht. Fundort Puerto bueno (Süd-Patagonien, Westküste); coll. Michaelsen.

Cerebratulus barentsi nov. spec.

Diese Art wird, nach den Spiritusexemplaren zu urtheilen, äußerlich *C. marginatus* ähnlich sein. Die Dimensionen des Körpers sind dieselben wie dort. Der Rücken ist schwarzbraun, der Bauch hellgrau gefärbt, die stark vorspringenden Seitenränder sind farblos. Die innere Organisation weicht aber von *C. marginatus* ab, vor Allem zeigen sich Unterschiede im Verhalten der Blutgefäße zu den dorsalen Ganglien und den Cerebralorganen. Die Blutgefäße grenzen bei *C. barentsi* nicht unmittelbar an die dorsalen Ganglien und umgeben dieselben nicht auch dorsal. Die Cerebralorgane werden nirgends allseitig von den Blutgefäßen umgeben. Die Kopfspalten erstrecken sich nicht über den Abgang der Cerebralkanäle hinaus nach hinten. Der Mund liegt dicht hinter den Cerebralorganen. Fundort L. 54° 34′ 28″ O; B. 69° 45′ 12″ N. Willem Barents-Exped. aus einer Tiefe von 31 Faden.

Zu derselben Art rechne ich eine große Menge von Cerebratulen, bei welchen die Färbung zwar vollständig verloren gegangen

ist, die sich aber in ihrer Körperform unseren typischen Exemplaren anschließen und gleichfalls von der Willem Barents-Exped. stammen. Fundorte zwischen L. 51° und 57° O. und Br. 69° und 73° N. (Gebiet der Karastraße) aus Tiefen von 25—135 Faden.

Cerebratulus magelhaensicus nov. spec.

(Tafel II, Fig. 3*a*—3*d*.)

Von dieser Art hat MICHAELSEN wohl über 50 Exemplare an verschiedenen Punkten des Feuerlandes (hauptsächlich der Magelhaensstraße und der Falklandsinseln) gesammelt. Sie sind fast alle ziemlich gleich lang (etwa 10 cm), aber sehr verschieden breit. Es sind Exemplare von 12 mm und solche von nur 3 mm Breite vorhanden. Die letzteren sind zweifelsohne weniger stark kontrahirt als die ersteren. Im Leben werden die größeren Individuen unserer Art wohl ca. 20 cm lang und 6 mm breit sein. Der Querschnitt des Körpers zeigt eine gewölbte Rücken-, eine abgeplattete Bauchfläche. Der Kopf ist dreieckig zugespitzt. Die Kopfspalten sind 2—3 mm lang. Eben so lang ist der Mundschlitz. Die Farbe ist laut der Etikette von MICHAELSEN »dunkelbraun bis blauschwarz«. Zur Erkennung unserer Art trägt eine, wenn auch nicht sehr auffallende Kopfzeichnung bei. Es sind nämlich die Kopfspalten weiß gesäumt und von ihren hinteren Enden geht eine weiße Binde aus, die den Kopf dorsal unvollständig umfasst, da sie in der Mitte offen ist.

Betreffs der inneren Organisation ist anzugeben, dass die Flaschendrüsen des Epithels ein braungrünes Sekret führen und die Cutisdrüsenzellen sehr dicht lagern und eine dicke Schicht bilden. Die Kopfdrüsenschläuche sind nicht besonders auffallend entwickelt. Die Kopfspalten schneiden in der vorderen Gehirnregion nicht bis auf das Gehirn ein und setzen sich nicht über den Abgang des Cerebralkanals nach hinten fort. Die Seitenstämme biegen unter den Cerebralorganen in die Seitenlage ein. Es sind in der Kopfspitze, indess nicht zahlreich, kleine Augen vorhanden. Sie liegen dicht an den Kopfspalten.

Fundorte Magelhaensstraße, Punta Arenas; Beagle Channel, Uschuaia; Insel Picton, Insel Lennox; Falklandsinseln, Port Stanley. Ebbestrand unter Steinen und zwischen Tangwurzeln, 1 Faden. Coll. MICHAELSEN.

Drei weitere Exemplare dieser Art sind von STUDER, Exped. der Gazelle, in der Magelhaensstraße (Punta Arenas) gesammelt worden und im Besitz des N.-H. Mus. Berlin.

Cerebratulus spec.

Es liegt mir 1) von CHIERCHIA das kopflose Bruchstück einer Lineide vor, das ich nach seiner breiten (8 mm), platten Form als einem *Cerebratulus* angehörig betrachte. Das bestätigt auch ein Querschnitt, welcher zeigt, dass der Darm überaus tiefe Taschen, wie sie für das Genus *Cerebratulus* charakteristisch sind, besitzt. Die Farbe des Bruchstückes ist sammetartig dunkelgrün. — Fundort?

2) Vom N.-H. Mus. zu Berlin ein zerbrochenes Exemplar mit Kopf, das seine ursprüngliche Farbe vollständig verloren hat. — Fundort Island.

3) Ein Bruchstück. — Fundort Atlantischer Ocean (10° 12,9′ N.B., 17° 25,5′ W.L.). Coll. Exped. der Gazelle. Bes. N.-H. Mus. Berlin.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel II.

Fig. 1*a*. *Poliopsis lacazei* Joubin; von MÖBIUS nach dem Leben gemalt. 1/1.

Fig. 1*b*. Kopf von der Seite.

Fig. 1*c*. Von unten.

Fig. 1*d*. Von oben. Von MÖBIUS nach dem Leben gezeichnet. 2/1.

Fig. 2. *Eupolia maculosa* nov. sp.; vom Autor nach einem Spiritusexemplar gemalt. 1/1.

Fig. 3. *Cerebratulus magelhaensicus* nov. spec. Kopfende *c* und *d* von MICHAELSEN nach dem Leben, *a* und *b* vom Autor nach einem Spiritusexemplar gezeichnet. 1½.

Fig. 4. *Eupolia lineolata* nov. spec.; vom Autor nach einem Spiritusexemplar gemalt. 1/1.

Fig. 5. *Cerebratulus albovittatus* Bürger; von MÖBIUS nach dem Leben gemalt. 1/1. Fig. 5*a*. Vorderende von der Seite gezeichnet.

Fig. 6. *Eupolia curta* Hubrecht. Kopfende von oben; von MÖBIUS nach dem Leben gemalt. 2/1.

Fig. 7*a*. *Eupolia delineata* Delle Chiaje, Fig. 7*b*, Kopfende derselben von unten; von MÖBIUS nach dem Leben gemalt. 1/1.

Fig. 8. *Eupolia lineolata* nov. spec.; vom Autor nach einem Spiritusexemplar gemalt. 1/1.

Tafel III.

In allen Figuren bedeutet:

bn, Bauchnerv; *dc*, dorsale Gehirnkommissur; *dg*, dorsales Gehirnganglion; *ep*, Epithel; *exgf*, Exkretionsgefäß; *exgfz*, Zweige des Exkretionsgefäßes; *gs*, Grundschicht; *hod*, Hoden; *irm*, innere Ringmuskelschicht;

kdr, Kopfdrüse; *ksl*, Kopfgefäßschlinge; *lm*, Längsmuskelschicht; *m*, Mund; *md*, Magendarm; *mtd*, Mitteldarm; *oes*, Osophagus; *r*, Rüssel; *rc*, Rhynchocölom; *rcd*, Rhynchodäum; *rcgf*, Rhynchocölomgefäß; *rcsgf*, Rhynchocölomseitengefäß; *rm*, Ringmuskelschicht; *rn*, Rückennerv; *röf*, Rüsselöffnung; *sgf*, Seitengefäß; *sln*, Schlundnerv; *sst*, Seitenstamm; *vc*, ventrale Gehirnkommissur; *vg*, ventrales Gehirnganglion; *wdc*, Wurzel der dorsalen Gehirnkommissur.

Fig. 1—7. Querschnitte von *Carinoma patagonica* nov. spec. Vergr. 60.
Fig. 1 u. 2, aus der Gehirngegend,
Fig. 3, aus der Mundregion,
Fig. 4, aus der vordersten Vorderdarmgegend,
Fig. 5, aus der hinteren Vorderdarmgegend,
Fig. 6, aus der Nephridialregion,
Fig. 7, aus dem Anfang der Mitteldarmgegend.
Fig. 8 u. 9. Querschnitte durch den vorderen Abschnitt der Nephridien. Vergr. 240.
Fig. 10. *Amphiporus stanniusi* Grube. Medianer Längsschnitt durch das Kopfende. Vergr. 40.

Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden.

(Beitrag III, IV und V.)

Von

Dr. L. Rhumbler,

Privatdocent und Assistent in Göttingen.

Mit Tafel IV, V und 10 Figuren im Text.

III.

Testaceen ohne sekundäres Schalenwachsthum und solche mit sekundär wachsender Schale.

Um das von mir behauptete Schalenwachsthum der Süßwasserthalamophoren, der Testaceen, in seinen Einzelheiten festzustellen, habe ich seit nunmehr drei Jahren zwei Testaceenspecies in besonderen Kulturen gezüchtet, nämlich Difflugia pyriformis Perty und Difflugia constricta Ehrenb. In kleineren und größeren Zeiträumen wurden dann immer Grundproben aus der Kultur herausgenommen, mit Pikrinschwefelsäure, Sublimat oder Sublimateisessig konservirt, und mit dem von mir empfohlenen Methylgrün-Eosin-Gemisch gefärbt[1], weil dadurch das Auffinden der in der Grundprobe getödteten Thiere außerordentlich erleichtert wurde. Ich hoffte so, durch Messen der in verschiedenen Zeiten eingesammelten Thiere, das Wachsthum ihrer Schalen durch mittlere Maße feststellen zu können. Dabei bin ich denn für die beiden Formen zu gerade dem entgegengesetzten Resultat gekommen, als ich nach meinen früheren Untersuchungen erwartet hatte. Die Gehäusemaße dieser Formen schwanken zwar, diese Schwankungen sind aber nur geringe, und überdies können diese Schwankungen nicht einem nachträglichen Schalenwachsthum zugeschrieben werden, sondern sie finden sich in demselben Maße wie bei beliebig aufgegriffenen Thieren, auch bei ganz jungen eben

[1] Ich lasse jetzt neuerdings die Farbe 24 Stunden einwirken, ehe sie ausgewaschen wird. Auf 300 ccm 70%igen Alkohol 1 g Eosin und 1 g Methylgrün. Beim Gebrauch um etwa $^1/_5$ mit Wasser verdünnen.

aus der Theilung hervorgegangenen Thieren, die sich oft auch nach ihrer Trennung vom Mutterthier mit großer Bestimmtheit erkennen lassen. Es kann also durch das Züchtungsexperiment für erwiesen gelten, dass wirklich einige, vielleicht sogar zahlreiche Testaceen, die Fähigkeit, nach dem, während des Sprossungsvorganges stattfindenden, Schalenaufbau ihre Gehäuse zu vergrößern, verloren haben. Ich muss also jetzt in Bezug auf die betreffenden Formen GRUBER und VERWORN Recht geben, muss aber den von beiden Forschern aufgestellten Satz dahin einschränken, dass bei manchen, auf keinen Fall aber bei allen Testaceen, ein nachträgliches Schalenwachsthum nicht statt hat. Die Gründe GRUBER's waren rein theoretische — da das während des Sprossungsvorganges aufgebaute Tochtergehäuse dem Muttergehäuse glich, so glaubte er sich zu der Annahme berechtigt, dass an dem Tochtergehäuse auch späterhin keine Veränderungen, also auch keine Wachsthumserscheinungen mehr auftreten würden, sondern dass das Gehäuse einfach in demselben Zustand verharrte, in dem es zur Zeit des Sprossungsprocesses gebildet worden war. VERWORN (Litt. 17a) suchte seine Behauptung durch Regenerationsversuche zu stützen, deren negatives Resultat, wie ich auch schon früher anerkannt habe (10b), sehr für die Unfähigkeit der Testaceen sprach, an ihrem Schalenbau nachträglich etwas ändern also auch dasselbe vergrößern zu können. Auch meine Regenerationsversuche waren ja negativ verlaufen; ich glaubte damals aber, dass das Ausbleiben der Regeneration in den veränderten Lebensbedingungen der meist sehr empfindlichen Thiere zu suchen sei, unter welche sie zur genaueren Beobachtung gebracht werden mussten. Heute glaube ich, dass diejenigen Formen, die nicht wachsen, auch ihre Regenerationsfähigkeit verloren haben, denn ich fand Schalendefekte, die ich aus der Kultur entnommenen Exemplaren von Difflugia pyriformis Perty zugefügt hatte, nach zwei Monaten ungeändert wieder vor, obgleich ich die Thiere nach der Operation in die Kultur zurückgebracht hatte und dieselben wieder unter genau denselben Bedingungen gelebt hatten wie vorher. Dieses Ausbleiben der Gehäuseregeneration trotz der ungeschädigten Anwesenheit des Kerns im Schalenträger ist befremdend, da wir von den Foraminiferen wissen, dass hier eine Schalenregeneration stattfindet, sobald der Kern in dem operirten Thier vorhanden ist (cf. VERWORN, 17a) und da auch bei anderen Protozoen, bei den Infusorien, ein recht weitgehendes Regenerationsvermögen sich überall da kund giebt, wo der Kern erhalten geblieben ist.

Zur Regeneration einer geschädigten Zelle scheint nach dem heutigen Stande unseres Wissens die Anwesenheit des Kerns ein unbedingtes Erfordernis, das Ausbleiben der Regeneration bei lädirten Difflugiengehäusen lehrt aber, dass nicht überall da Regenerationsvermögen vorhanden sein muss, wo der Kern zugegen ist. Es scheinen bei den betreffenden Difflugien zum Schalenbau gewisse Zustände der Körpersarkode erforderlich, die nicht zu allen Zeiten erreicht werden können, und deren Mitwirkung der Kern beim Schalenbau bedarf, ohne die er aber seine Baufähigkeiten nicht äußern kann. Der aufgeblähte Zustand der Sarkode während des Sprossungsvorganges, — die Sarkodemenge, welche bislang in einem Gehäuse geborgen war, quillt (jedenfalls durch Wasseraufnahme) so auf, dass sie zwei Gehäuse, das des Mutterthieres und dasjenige des Tochtersprösslings bei der Mehrzahl der Formen (nicht bei Cyphoderia, cf. weiter unten) vollkommen ausfüllt (cf. 12a) — legt die Annahme eines zum Baugeschäft nothwendigen specifischen Zustandes der Sarkode recht nahe.

Wenn ich früher für ein allgemein verbreitetes Wachsthum der Süßwasserdifflugien eingetreten bin, so entsprach das ganz dem damaligen Standpunkte unserer Kenntnisse von den Difflugien. Man unterschied nämlich damals so wenig Arten von Difflugien, und vereinigte so verschieden aussehende und verschieden große Difflugien zu ein und derselben Species, dass es nur möglich war, durch die Annahme von Wachsthumsvorgängen die Glieder einer damaligen Species zusammenzubringen, zumal man geneigt war, den Sprössling eines Mutterthieres in Größen- und Bauverhältnissen dem Mutterthier genau gleichzuhalten (Gruber, Weismann), so dass Größenverschiedenheiten der Gehäuse erst nach dem Sprossungsvorgange durch nachträgliches Wachsthum zu Stande zu kommen schienen[1].

Dies Zusammenwerfen verschiedener Species zu einer konnte desshalb stattfinden, weil sehr häufig oder vielmehr fast immer im Äußeren ähnlich gestaltete Species an denselben Orten dicht neben einander vorkommen, und weil auch bei wirklichen Species schon während des Sprossungsvorganges Unterschiede im Ausbau, namentlich in der Größe des Gehäuses auftreten, welche dann als scheinbare Zwischenglieder zwischen die wirklich verschiedenen Species

[1] Etwa wie die Angehörigen einer Infusorienspecies trotz gleichhälftiger Theilung sehr verschieden groß sein können, weil das Wachsthum der Theilthiere sehr verschieden sein kann, und der Eintritt der Theilung an kein bestimmtes Größenmaß der Descendenten gebunden erscheint.

eintreten, und sie zu einer Species zusammenzuhalten scheinen. So wird man dreist behaupten dürfen, dass viele der von LEIDY (7) aufgeführten und so meisterhaft abgebildeten Difflugien in ganz falschen Gruppen zu den wenigen Species erhoben worden sind, die LEIDY unterscheiden zu dürfen glaubte.

Der Erste, der den Artenreichthum unserer Difflugienfauna richtig erkannt hat, war PENARD. Seine umfassende und vortreffliche Arbeit (8), deren Abbildungen aber leider manchmal zu wünschen übrig lassen, behandelt allein etwa fünfzig neue Species und Varietäten von schalentragenden Rhizopoden des süßen Wassers, obgleich das von PENARD bearbeitete Material fast ausschließlich aus einem engbegrenzten Gebiete, aus der Umgebung von Wiesbaden, stammte. Es liegt hier keine unnöthige Speciesmacherei vor; ich bin im Gegentheil überzeugt, dass sich die Zahl der Species bei weiterer Arbeit noch erheblich vermehren wird.

PENARD wurde durch seine vergleichenden Studien zu folgendem zweifellos richtigen Schlusse geführt: p. 111, »sans doute ces animaux varient dans certaines limites et quelques espèces (Difflugia pyriformis, Centropyxis aculeata, Euglypha alveolata-ciliata, Nebela collaris-flabellulum-lageniformis) rappellent tout à fait ce qui se passe dans certaines formes végétales (Rosa, Hieracium, Rubus) où l'espèce semble ne pas être encore fixée dans son évolution et présente des variétés nombreuses, mais à part un petit nombre d'exceptions, on peut dire que les rhizopodes sont aussi bien fixés que les animaux supérieurs«.

Die Reihe, die ich früher für die phylogenetische Entstehung des Sprossungsvorganges aufgestellt habe, halte ich auch heute noch durchaus aufrecht — und ich werde gerade in dieser Arbeit wieder zu zeigen Gelegenheit haben, dass der Sprossungsvorgang nichts weiter als einen beschleunigten Wachsthumsvorgang darstellt, der so schnell verlaufen kann, dass ein für ein Tochterthier ausreichendes Schalenstück mit einem Male in toto (Euglypha, SCHEWIAKOFF, 12a) an das Mündungsende des Muttergehäuses angesetzt wird — ich muss heute die frühere Reihe aber weiter fortführen, und komme zu Endgliedern, die nur zur Zeit der Sprossung Wachsthumsvermögen besitzen. Bei diesen Formen ist das Gehäusewachsthum periodisch geworden, die Wachsthumsperiode fällt mit der Sprossungsperiode zusammen; hierher gehören wohl die meisten unserer Süßwassertestaceen.

Wie ich unlängst für die Foraminiferen gezeigt habe (10f) führt auch bei dieser Rhizopodenordnung eine zusammenhängende Reihe von konstant wachsenden Formen zu periodisch wachsenden über, zu Formen bekanntlich, deren periodisches Wachsthum in der Kammerbildung der Polythalamien einen so deutlichen Ausdruck gefunden hat. Der Sprossungsvorgang der Testaceen ist ein dem Kammerbildungsvorgang der Polythalamien analoger Vorgang, bei dem aber die neugebildeten Kammern vom Muttergehäuse sofort abgelöst werden, und bei dem die Orientirung der neugebildeten Kammern eine andere (Mündung gegen Mündung) ist als bei den meisten Foraminiferen (Mündung gegen Fundus der folgenden Kammer)[1].

Wie aber trotz des periodischen Wachsthums der Thalamophoren, trotzdem, dass die neugebildeten Kammern während der Kammerbildungsperiode mit einem Male ihrer Größe, ihrer Grundgestalt und ihrem inneren Rauminhalt nach in toto angelegt werden, augenscheinlich noch spätere Änderungen des Schalenreliefs wie Rippen, Stacheln und dergleichen der Schalenoberfläche nachträglich aufgelagert werden können; so könnte manche Testaceenspecies, die vielleicht an sich nicht wächst, doch noch die Fähigkeit besitzen, der in bleibender Größe während des Sprossungsvorganges aufgebauten Gehäusewand neue Verstärkungsmittel innen oder außen aufzulagern. Dass sekundäre Ablagerungen in oder auf den Testaceenschalen stattfinden, ist in der That gar nicht in Zweifel zu ziehen.

1) Ich selbst habe in neuerer Zeit mehrfach bewohnte Gehäuse von Lecquereusia spiralis (Ehrenb.) aufgefunden, welche das gleich große, leere Gehäuse einer Artgenossin oder einer anderen Species fest an ihre Gehäusewand angekittet hatten. Das als »übergroßer«[2] Baustein verwerthete Fremdgehäuse, hatte das Gehäuse der lebenden Lecquereusia in keiner Weise verzogen oder abgeplattet, wie es sonst bei der Anwesenheit großer Bausteine im Wandgefüge der Difflugien zu geschehen pflegt. Da sich diese sonst auftretende Abplattung aus dem Mechanismus des Schalenaufbaues ohne Weiteres erklären lässt (10b, p. 522) und nothwendig bei großen Bau-

[1] Ähnliche Verhältnisse wie bei den Testaceen haben sich, wenn auch auf anderer Grundlage, sehr wahrscheinlich nur bei der kleinen Unterfamilie der Lageninen innerhalb des Foraminiferenreiches entwickelt (Rhumbler, 10g).

[2] Als »übergroß« bezeichne ich solche Bausteine im Wandgefüge der Difflugien, welche in Folge ihres Umfanges niemals im Wohnraum des Muttergehäuses gelegen haben können, weil sie größer als die Mundöffnung der Gehäuse sind (cf. Rhumbler, 10b).

steinen eintreten muss, so kann meiner Ansicht nach das leere Gehäuse bloß nachträglich angekittet worden sein, als die Grundmasse der Wand schon erstarrt war; d. h. also nach dem Sprossungsvorgang. Solche äußerlich an einander gekittete Schalen sind nicht mit den später erwähnten Doppelschalen von Pontigulasia spiralis nov. gen. nov. spec. zu verwechseln.

2) Meine früheren Angaben (10e), dass ich mit Hilfe der Methylgrün-Eosin-Mischung an Gehäusen von Difflugia acuminata Ehrenb. zu gewissen Zeiten stellenweise eine Blaufärbung der Kittsubstanz erhalten habe, erklären sich am einfachsten dadurch, dass an den betreffenden Stellen nachträglich Verstärkungsmittel angekittet worden sind. Merkwürdig ist, dass in den erwähnten Fällen eine Blaufärbung der verwendeten Kittsubstanz eintrat, während die Grundmasse der Gehäusewand auch selbst zur Zeit ihres ersten Erscheinens (während des Sprossungsvorganges), wie mich meine neueren Erfahrungen gelehrt haben, in Methylgrün-Eosin durchaus unfärbbar ist und bleibt. Die Testaceen scheinen im Stande zu verschiedenen Zeiten verschiedene Arten oder Modifikationen von Kittsubstanzen abzuscheiden. So beobachtete ich im December 1892, dass Difflugia acuminata eine tief dunkelbraun bis schwarzbraun gefärbte Masse zwischen den Fugen ihrer Bausteine auf der Außenseite ihres Gehäuses ablagerte, die Ablagerung ging von dem Fundus des Gehäuses aus, und schritt von hier aus mehr und mehr nach der Mündung hin fort. Die ursprüngliche Kittmasse ist, eben so wie die Kittmasse der meisten oder aller übrigen Testaceen in warmer verdünnter Kalilauge löslich; die sekundär aufgelagerte braune Masse von Difflugia acuminata (Taf. IV, Fig. 10 *brK*) widersteht dagegen diesem Reagens vollkommen; sie bleibt als braunes Netzwerk bestehen, während die Steine, die sie umfasst, aus ihren Maschen herausfallen: sie kann daher mit der eigentlichen Kittmasse (der Grundmasse, durch welche die Steinchen zusammengehalten werden), in ihrer Zusammensetzung nicht übereinstimmen, sondern scheint eine besonders geartete Substanz darzustellen, welche vielleicht zum Schutze gegen die winterliche Kälte, bez. als Vorbereitung zur Encystirung, ausgeschieden wurde. Als ein weiteres Beispiel für die Verschiedenartigkeit zu verschiedenen Zwecken ausgeschiedener Kittsubstanzen, kann hier auch die in Methylgrün-Eosin sich roth färbende Kittmasse erwähnt werden, welche bei konjugirten Cyphoderia margaritacea Schlumb. die Schalen der konjugirten Thiere zusammenhält (Taf. V, Fig. 5 *rK*).

3) PENARD (8, p. 90) traf ein Exemplar von Difflugia lobostoma an; »qui portait à la bouche une vésicule pourvue d'une véritable membrane hyaline et pleine de plasma clair, laquelle, de même taille et de même forme que la Difflugia, semblait être un deuxième individu provenant de dédoublement; mais aucun fragment de quartz n'entrait encore dans la composition de la membrane«. Man wird annehmen dürfen, dass hier der Fremdkörperbelag, den die Schale von Difflugia lobostoma sonst niemals, so weit bekannt ist, vermissen lässt, erst nachträglich auf der Tochterschale zur Ablagerung gekommen wäre.

4) PENARD fand unter den Reserveplättchen von stacheltragenden Euglypha und Placocysta niemals Stacheln im Muttergehäuse aufgespeichert; er glaubt, dass sie erst auf der Außenfläche des Gehäuses mit Hilfe eines plasmatischen Überzuges zur Ausbildung kommen (8, p. 37).

Als Beispiel einer späteren inneren Auflagerung auf die Gehäusewand mag 5) die Austapezirung des Gehäuses von Difflugia elegans Penard mit einer braun aussehenden, homogenen, jedenfalls chitinigen Membran genannt werden, welche bei der Encystirung dieser Form eine wichtige Rolle spielt; von mir aber auch schon geraume Zeit vor der Encystirung beobachtet worden ist. Diese Tapete (Taf. IV, Fig. 9 *C*) ist mit Hilfe von Zapfen, welche sich in die Fugen der Gehäusewand einsenken (Taf. IV, Fig. 16 *Z*) an der Innenfläche des Gehäuses befestigt. Sie senkt sich nicht in das Lumen des Gehäusestachels hinein, und hört, nach dem Mündungsende der Schale hin immer dünner werdend, vor der Mündung des Gehäuses mit sehr dünnem Rande auf. Die Encystirung der Difflugia elegans erfolgt dadurch, dass der Weichkörper eine Membran (*M*) diaphragmaartig an die Chitintapete anlegt. Außerdem wird das vordere Gehäuseende noch durch extrathalam aufgespeichertes Baumaterial verschlossen. Die Chitintapete ist viel fester als der das Gehäuse zusammenhaltende Kitt, so dass es leicht gelingt, die Gehäusewand von der Chitintapete zu entfernen (Taf. IV, Fig. 16), namentlich wenn das Cystendiaphragma (Fig. 9 *M*) der Tapete weitere Widerstandskraft verliehen hat.

Diese sekundären Auflagerungserscheinungen habe ich zum Theil früher als Zeugnisse für die, dem damaligen wissenschaftlichen Standpunkte entsprechende, Annahme eines sekundären Gehäusewachsthums angesehen — sie haben aber diese Bedeutung vielleicht nicht immer. Auffällig ist dabei, dass meist (vielleicht immer) in den erwähnten Fällen die sekundären Auflagerungen durch eine

Masse vermittelt werden, welche sich von der ursprünglichen Kittmasse der Gehäusewand durch Färbungsvermögen oder Resistenzkraft unterscheiden. Vielleicht ist die Erzeugung der primären Kittmasse bei den nicht wachsenden Formen ganz an den Sprossungsvorgang und die dabei eintretenden Zustände der Sarkode gebunden, wie ich oben schon wegen des Ausfalls der Regeneration bei nichtwachsenden Formen vermuthet habe.

Es lassen sich aber nicht alle der, von mir für sekundäres Gehäusewachsthum geltend gemachten, Beweisgründe auf sekundäre Auflagerungen zurückführen. Die Wachsthumsnarben, die ich an Centropyxisschalen wahrgenommen habe, können, so weit ich sehe, auch heute noch nur als während des Wachsthums entstandene und wieder ausgeheilte Risse angesehen werden.

Die eigenthümliche Einfaltung der Arcellaschale, die ich früher schon als ein Stadium des Wachsthumsprocesses angesehen habe, bietet gewisse Vergleichspunkte mit dem später geschilderten Schalenaufbau der Cyphoderia während des Sprossungsaktes; sie hat mit ihm das Gemeinsame, dass der Schalentheil, an welchem neues Schalenmaterial angesetzt werden soll, gegen den Weichkörper hin eingestülpt erscheint. Ihre Auslegung als Wachsthumsprocess erhält hierdurch eine neue Berechtigung. Für das Wachsthum der Arcellaschale kann vielleicht auch die Mehrkernigkeit der Arcella namhaft gemacht werden, welche nach den Beobachtungen Bütschli's u. A. zur Entstehung von mehreren anfänglich nackten Sprösslingen zu führen scheint (3, p. 138). Die kleinen Sprösslinge werden sich voraussichtlich erst kleine Schalen bauen, die dann vermittels der bekannten Vorgänge zu großen Schalen heranwachsen.

Da nun die sekundär wachsende Arcella eine ziemlich hoch stehende, jedenfalls von sandschaligen Species abzuleitende Form darstellt, wie aus Beitrag V hervorgehen wird, und da auch die Ausgangsformen der Sandschaler, die ich später als Nuditestidae zusammenfassen will, zweifellos ein ausgiebiges Schalenwachsthum besitzen, so wird man erwarten dürfen, dass sich auch bei einigen Sandschalern[1] das, bei den Vorfahren vorhandene und bei den späteren Genera wieder erscheinende, sekundäre Schalenwachsthum erhalten hat. Am wahrscheinlichsten ist es bei Formen, deren Schalengefüge eine besondere Festigkeit noch nicht erlangt hat.

Cyphoderia, zu deren näherer Beschreibung ich mich nun

---

[1] Denjenigen z. B., welche sich bei weiteren Untersuchungen als Vorfahrenformen der Arcella ergeben werden.

wenden will, verdient dadurch besonderes Interesse, als sie beweist, dass der von Schewiakoff für Euglypha als Theilungsvorgang beschriebene Vermehrungsakt aus einem einfachen Wachsthumsvorgang entstanden ist, welcher bei Euglypha u. A. eine große Beschleunigung und Beschränkung auf eine kurze Zeitperiode erfahren hat. Man wird diesen Vermehrungsakt unbestreitbar als Knospung oder Sprossung bezeichnen müssen. Cyphoderia stellt ein Mittelglied zwischen wachsenden und nicht wachsenden Formen dar, steht aber den nichtwachsenden näher als den wachsenden.

IV.

Cyphoderia margaritacea Schlumb.

Meine Untersuchungen über vorstehend genannte Form sind auch nicht zu dem Grade des Abschlusses gekommen, der wünschenswerth erscheinen könnte. Mir ist im Zeitraum von vielleicht im Ganzen fünf Tagen unerwartet meine ganze reiche Kultur ausgestorben, ohne dass ich den Grund dieses Aussterbens ausfindig machen konnte. An der Kultur, die fast ein halbes Jahr unverändert, vor Verdunstung geschützt, gestanden hatte, war keine Veränderung wahrzunehmen, auch leben mit der Cyphoderia in derselben Kultur vorhandene Difflugia constricta Ehrenb., nachdem mehr als ein Jahr seit dem Eingehen der Cyphoderien vergangen ist, heute noch. Zur Zeit des Zerfalls der Cyphoderien wimmelte der Boden des Zuchtgefäßes von zahlreichen Ostracoden; vielleicht, dass die fortwährenden Störungen, welche die mit feinen langen Pseudopodien ausgestatteten Cyphoderien von Seiten der kleinen Krebschen zu leiden hatten, die Cyphoderien zum Untergange geführt haben; den robusteren Difflugien haben diese Störungen augenscheinlich nicht geschadet. Meine Kultur stammte aus dem hiesigen botanischen Garten.

Trotzdem Cyphoderia schon der Gegenstand mehrerer schöner Untersuchungen gewesen ist, deren Titel man in dem beigegebenen Litteraturverzeichnis mit Sternchen bezeichnet finden wird, und trotz der Lückenhaftigkeit meiner eigenen Untersuchungen glaube ich einiges Neues und Nichtuninteressantes mittheilen zu können, das die Existenz dieser Arbeit rechtfertigen mag.

a. Die Schale.

Die Gestalt der Schale von Cyphoderia ist die eines länglichen Beutels mit erweitertem Fundus und allmählich sich verjüngendem Mündungsende. Im letzten Viertel der Gehäuseachse biegt sich das

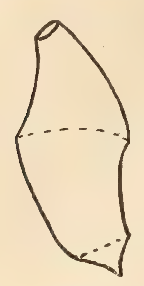
Mündungsende der Schale in einem allmählichen Bogen nach unten, so dass die Schale eine bilaterale Gestalt erhält, und der Rand der 13,4—17,8 μ weiten Mündung nur noch einen Winkel von ca. 35° mit der Ebene der ventralen Schalenfläche bildet, anstatt eines Winkels von 90°, der gebildet werden müsste, wenn die Schale ihre den hinteren Haupttheil der Schale charakterisirende Geradestreckung beibehielte. Der Längsmesser der von mir beobachteten Schalen wechselte zwischen 0,08 und 0,1 mm; die größte Breite derselben zwischen 0,040 und 0,049 mm, doch konnten diese Größenschwankungen nicht auf die Folge eines nachträglichen Schalenwachsthums zurückgeführt werden, so dass ich Cyphoderia für eine Testacee halte, deren Schale nach der kurzen Knospungsperiode (Theilungsakt, Schewiakoff) nicht mehr zu wachsen vermag. Die Schalenwand ist aus kleinen sechseckigen Chitinplättchen von 1,4 bis 2,5 μ Durchmesser zusammengesetzt.

Bei Prüfung einer größeren Zahl von Cyphoderien (meine Präparate enthalten etwa 300 Stück) gewahrt man mancherlei Variationen im Schalenbau, welche sich einmal auf die Gestalt der Schale und dann auch auf das Verhalten der Plättchen beziehen.

Unter den Variationen der Schalengestalt trifft man am häufigsten auf eine Zuspitzung des hinteren Schalenendes, welche in den verschiedenen Fällen einen sehr verschiedenen Umfang erreichen kann. Die Wölbung der Schalenwände hört dann auf einer gewissen Strecke hinter der Schalenmündung mit einem Male auf und der restirende Schalentheil setzt sich wie ein hoher oder spitzer Kegel dem normalen vorderen Schalenende auf (cf. Fig. 3, Taf. V). Manchmal — es ist dies ebenfalls nicht selten zu beobachten —, ist auch der Schalenfundus zum größten Theil normal gewölbt, und nur sein, von der Längsachse des Gehäuses geschnittener Theil ist zapfenartig nach außen vorgetrieben (Taf. V, Fig. 1 und 7 *A*); öfters sind die Schalenplättchen nicht in die Wandebene dieser Zapfen eingelagert, sondern ragen auf der Zapfenoberfläche wirr nach außen, so dass der Zapfen ein rauhes, höckeriges Aussehen (Taf. V, Fig. 7 Pl_A) erhält; manchmal ist er glatt, zuweilen ist sein hinteres Ende offen.

Die Zuspitzung der Schale geschieht gelegentlich in zwei, oder selten in noch mehr Abschnitten, so dass sich zwischen dem normal gewölbten Anfangstheil und dem schließenden spitzen Kegel ein oder zwei stumpfe Kegel einschieben, welche ihre größeren Grundflächen der Gehäusemündung zukehren. All diese Zuspitzungen haben in der Regel das Gemeinsame, dass sie sich von einem ein-

zigen Kreisumfange des Gehäuses aus bemerkbar machen (cf. die punktirten Linien in Textfigur 1).



Textfig. 1. Schale von Cyphoderia margaritacea Schlumb., welche ihre Schalenwölbung zweimal ändert. Die Änderung tritt im ganzen Umfang der Schale auf gleicher Höhe ein (cf. die punktirten Linien). Mit der OBERHÄUSER'schen Kammer gezeichnet.

Den Zuspitzungen der Schale steht eine ausnahmsweis starke Aufbauschung des Schalenfundus bei anderen auffallend ausgebildeten Exemplaren gegenüber. Die Auftreibung des Hinterendes geht in der Regel mit einer starken Abplattung desselben Hand in Hand; meist ist das abgeplattete Hinterende im Centrum dann nicht geschlossen, so dass auch hier eine zweite Schalenöffnung entstehen kann, die sogar meist nicht unerheblich größer ist als die bereits bekannte ebenfalls nur gelegentlich vorkommende Zapfenöffnung. In anderen Fällen ist die Stelle dieser Öffnung durch eine homogene, glasartige Chitinmasse erfüllt, die nicht aus Plättchenmosaik besteht (Taf. V, Fig. 13 *Nst*); in wieder anderen Fällen ist auch bei diesen Schalen mit stark aufgetriebenem Fundus die Hinterwand des Fundus normal, d. h. aus Plättchenmosaik, gebildet.

Außer diesen angeführten Variationen kommen hier und da auch ganz unregelmäßige Schalenverzerrungen vor, die wohl auf äußere Störungen des Schalenaufbaues während des Sprossungsaktes zurückzuführen sind.

Die Plättchen sind meist auf beiden Seitenflächen vollständig eben (Taf. V, Fig. 7), zuweilen aber lassen sie in ihrer Mitte jene knopfförmige Verdickung erkennen, welche zur Speciesbezeichnung margaritacea geführt hat. Solche perltragenden Plättchen waren bei meinen Exemplaren äußerst selten, dagegen fand ich häufiger gerade ein umgekehrtes Verhalten, namentlich konnte ich bei Plättchen, die durch Salzsäure aus dem Wandgefüge losgelöst waren, häufig eine beiderseitige Einsinkung der centralen Plättchentheile konstatiren, welche sich durch einen biskuitförmigen Kontour der Plättchen im optischen Querschnitt dokumentirte. Die Plättchen sind sechseckig, mit mehr oder weniger abgerundeten Ecken, nur selten vollständig gleichseitig, in ihrer Zusammenlagerung können sie am besten mit dem optischen Durchschnitt eines Cylinderepithels verglichen werden. Kleinere Seiten eines Plättchens stoßen in der Regel mit entsprechenden kleineren Seiten der Nachbarplättchen zusammen, größere mit größeren Seiten etc. Durch Salzsäure isolirte Plättchen

fielen mir, von der Kante gesehen, durch ihre Dicke und durch eine rillenförmige Ausfräsung ihrer Ränder auf (Taf. V, Fig. 14 *b*). Zuweilen verkleben einzelne Plättchen zu größeren zusammenhängenden Platten. Meist zeigen die Plättchen ein und derselben Schale keine besonders hervorstechende Größendifferenzen. Die Plättchen verschiedener Gehäuse schwanken dagegen in ihren Durchmessern zwischen 1,4 und 2,5 μ.

Zwei Gehäuse habe ich jedoch gefunden, deren Hinterende aus größeren Plättchen zusammengesetzt war als ihr Vorderende (Taf. V, Fig. 1). Dieser Unterschied in der Plättchengröße machte sich schon bei 100maliger Vergrößerung so sehr geltend, dass die Schalen den Eindruck machten, als seien sie aus dem Mündungstheil einer kleinplattigen und dem Fundustheil einer großplattigen Schale zusammengefügt worden. Das merkwürdigste Exemplar, das ich in meinem Material aufgefunden habe, zeigte das ganze vordere Drittel der Schale fast ganz aus glasheller, homogener Masse aufgebaut, während der hintere Schalentheil in normaler Weise aus einzelnen Plättchen zusammengefügt war. Auch hier muss wieder betont werden, dass die Änderung der Plättchengröße, eben so wie die Umänderung in ein homogenes plättchenloses Wandgefüge im ganzen Umfang der Schale in gleicher Höhe stattfand (Taf. V, Fig. 2).

Beachtenswerth, aber von den früheren Beobachtern nicht besonders hervorgehoben, scheint mir der Umstand, dass außerhalb der die Außenseite der Plättchen markirenden Schalenlinie ein zweiter stark glitzernder Kontour um die Schale herumläuft; es muss hier eine homogene, stark lichtbrechende Deckschicht irgend welcher Art der Schale aufgelagert sein. Dieser zweite Kontour findet sich in den Figuren der Fresenius'schen Arbeit (5) sehr deutlich, vielleicht sogar etwas zu breit wiedergegeben, er wird aber im Text nicht erwähnt; eben so ist er von Penard in seiner Fig. 54, Taf. VIII deutlich gezeichnet und in der Figurenerklärung als »couche fine hyaline (mucilagineuse?)« bezeichnet. Weitere Angaben finden sich aber auch bei Penard nicht. Am überzeugendsten tritt die Anwesenheit der Deckschicht bei Exemplaren zu Tage, welche mit der Bildung einer Tochterschale beschäftigt sind. Es tritt nämlich dann die Deckschicht der Mutterschale ohne Unterbrechung auf die Tochterschale über, während die Plättchenschichten beider Schalen nicht in unmittelbare Berührung mit einander treten (Taf. V, Fig. 10 D_1, cf. auch Taf. V, Fig. 7 und 12). In dem Exemplar der Fig. 6 (Taf. V) hat sich bei D die

Deckschicht des im Bau begriffenen Tochtergehäuses vollkommen von der Plättchenschicht abgehoben; die Deckschicht lässt hier an manchen Stellen eine an die Sechseckfelderung der Plättchen erinnernde Zeichnung verschwommen durchscheinen; diese Zeichnung ist augenscheinlich der Abdruck des Plättchenmosaiks, welchem die Deckschicht vor ihrem Losreißen aufgelagert war, nicht aber ein Anzeichen eines eigenen Besitzes von Plättchen.

Ähnliche Deckschichten sind seither von anderen Formen nicht beschrieben worden. Ich glaube, dass die Deckschicht der unteren Schalenschicht der Arcella und Centropyxisschalen entspricht (cf. Bütschli, 3, p. 20 und Rhumbler, 10b, p. 531 u. 536), obgleich sie eine gerade umgekehrte Lagerung einnimmt. Die Umlagerung, der sonst die Innenwand der Schalen auskleidenden Deckschicht auf die Außenseite der Schale, ist ohne Weiteres durch den merkwürdigen Umstülpungsvorgang erklärlich, welcher nach meinen späteren Mittheilungen bei dem Schalenbau des Tochtersprösslings während des Knospungsaktes eintritt.

Der plättchenlose Schalentheil des vorhin erwähnten Exemplars (Taf. V, Fig. 2) scheint fast ausschließlich von der Deckschicht gebildet zu werden.

Vielleicht besitzt die Deckschicht eine mehr oder weniger zähflüssige Konsistenz; ich werde p. 63 auf diesen Punkt zurückkommen; das losgerissene Ende (Taf. V, Fig. 6 *D*) zeigt aber, dass die Deckschicht auch den Zustand einer starren Haut annehmen kann, falls ihr häutiger Zustand nicht erst durch die Konservirung verursacht worden ist.

Die Dicke der Deckschicht ist sehr gering, ich schätze sie für meine Präparate auf durchschnittlich ca. 0,7 μ; die Dicke der Plättchenschicht entspricht natürlich der Dicke der Plättchen selbst; da nun, wie sich leicht feststellen lässt, die Dicke der Plättchen mit der Größe derselben zunimmt, ist die Dicke der Plättchenschicht bei Schalen mit größeren Plättchen bedeutender als bei Schalen mit kleineren Plättchen. Dies Verhalten tritt namentlich bei dem Exemplar (Taf. V, Fig. 1) deutlich hervor, hier ist die Verschmächtigung der Plättchenschicht an dem von kleineren Plättchen zusammengesetzten Vorderende so bedeutend, dass andere Lichtbrechungsverhältnisse im Vorderende entstehen, und dass desshalb die zwiefache Schalenkomposition schon bei schwächerer Vergrößerung lange hervortritt, bevor noch stärkere Objektive die Schalenplättchen deutlich machen. Am größerplattigen Hinterende

der Schale ist die Plättchenschicht 1,9 μ dick, am kleinerplattigen Vorderende bloß 1,3 μ; diese Werthe können gleichzeitig als die auch für andere Schalen geltenden Grenzwerthe angesehen werden.

Außer der äußeren Deckschicht habe ich bei einigen Exemplaren auch eine der Innenwand der Schale aufgelagerte »innere Deckschicht« wahrgenommen; dieselbe findet sich auch bei PENARD (8, Taf. VIII, Fig. 45) abgebildet und wird in der Figurenerklärung als »pellicule pigmentée brune« bezeichnet. Ich halte sie für eine spätere, sekundäre Austapezirung der Schale, welche hier aber nicht wie bei Difflugia elegans Penard (cf. p. 44) eine Vorbereitung zur Encystirung darstellt. Encystirungsvorgänge habe ich eben so wenig wie einer der früheren Autoren bei Cyphoderia jemals beobachtet.

Über das chemische Verhalten der Cyphoderia-Schale vermag ich folgende Mittheilungen zu machen.

Im Allgemeinen besitzt die Schale eine erhebliche Resistenzkraft gegen Säuren, eine geringere gegen Kalilauge.

In kalter koncentrirter H_2SO_4 hielten sich die Schalen zwei Stunden lang ohne sich merklich zu verändern; erst als sie mehrere Stunden hindurch im Paraffinofen der Einwirkung dieser Säure ausgesetzt wurden, ließen sich die einzelnen Schalenplättchen nicht mehr von einander unterscheiden, sie schienen zu einer homogenen Masse zusammengequollen. Eine ähnliche Resistenz besitzt die Schale gegen Salzsäure; beim ersten Zusatz derselben schrumpft das Gehäuse nicht unbeträchtlich; sein Gefüge lockert sich aber erst nach mehrstündiger Einwirkung der Salzsäure in der Wärme; es kann dann durch leisen Druck leicht gesprengt werden, nur selten zerfällt es von selbst in einzelne Stücke.

Bei Anwendung von stark koncentrirter Kalilauge unter Paraffinofenwärme lassen sich unter günstigen Umständen drei Stadien der Einwirkung unterscheiden. Zuerst treten zwischen den Kanten der einzelnen Plättchen kleine Poren auf, und zwar so, dass zwischen den Ecken der Plättchen jeweils eine Pore liegt[1] (Textfig. 5 *b*); dann fallen zweitens die einzelnen Plättchen aus einander; schließlich lösen sich drittens die isolirten Plättchen unter Quellungserscheinungen vollständig auf; diese Auflösung erfolgt aber erst nach mehreren Stunden.

Eine auf einem Objektträger erhitzte Schale blieb vollständig intakt; sie hatte nur eine geringe Bräunung angenommen, obgleich

[1] PENARD (8, p. 28 u. 29) hat nach Anwendung von kochender Schwefelsäure und nach Glühen der Schale dieselbe Erscheinung wahrgenommen.

die angewendete Hitze den als Unterlage benutzten Objektträger vollständig verbogen hatte. F. E. SCHULZE (14, p. 110) fand, dass die Cyphoderia-Schale von Flusssäure nicht angegriffen wird.

Die Cyphoderia-Schale besteht also weder aus Kieselsäure, noch aus eigentlichem Chitin (Löslichkeit in KHO), jedenfalls aber aus einem chitin- oder hornähnlichen[1] Stoff, der vielleicht mit Kieselsäure imprägnirt ist (Widerstand gegen Rothgluth (cf. Beitrag V, p. 99).

Die früheren Autoren erwähnen meist eine öfters vorkommende, mehr oder weniger stark ausgesprochene Gelbfärbung der Schale; meine Exemplare ließen diese Färbung nur ganz vereinzelt und immer nur äußerst schwach hervortreten. Zusatz von gelbem Blutlaugensalz und darauf folgende Einwirkung verdünnter Salzsäure ergab aber auch bei den hellsten Schalen eine Bläuung derselben, welche oft blitzartig die Schale überzog und im selben Augenblick wieder verschwand, verdrängt (gelöst) durch die Einwirkung des überschüssigen Wassers. Es ist also auch in ganz hellen Schalen ein Eisenoxydsalz vorhanden, dessen Anhäufung gelegentlich zu einer intensiveren Gelbfärbung der Schale führen wird.

b. Der Weichkörper.

Der Weichkörper füllt bei jungen, eben aus dem Sprossungsakte hervorgegangenen Thieren die Schale kaum zur Hälfte aus (Taf. V, Fig. 12 und 13); bei älteren wächst er heran, und erfüllt schließlich die Schale mehr oder weniger vollständig (Taf. V, Fig. 3, Fig. 4, *I*). An Exemplaren, die nicht in Theilung begriffen sind, lassen sich im Ganzen vier Abschnitte oder Zonen mehr oder weniger deutlich von einander unterscheiden. Die erste, welche der Schalenmündung zunächst liegt, ist wenig lichtbrechend, hat sich nur schwach roth gefärbt und ist in der Regel von zahlreichen Vacuolen erfüllt, welche vielleicht erst während der Konservirung entstanden sind. Ein so regelmäßiges Maschenwerk, bezüglich einen so regelmäßig wabig-maschigen Bau, wie ihn SCHEWIAKOFF bei Euglypha fand und ihn in seiner Arbeit (12a, Taf. VI, Fig. 1) abgebildet hat, habe ich an meinen Präparaten nie gesehen; solche Strukturen scheinen sich in der Pikrinschwefelsäure nicht erhalten zu haben. Im Leben erscheint diese Zone homogen.

[1] Wenn die Schalenplättchen wirklich aus Phäosomensubstanz (cf. p. 57) gebildet werden, wird man wegen der Unlöslichkeit derselben in KHO eine hornartige Beschaffenheit ausschließen müssen.

Der zweite Abschnitt ist wie bei Euglypha dicht von Nahrungs- oder Fremdkörpern erfüllt, lässt aber sonst keine weiteren festen Struktureigenthümlichkeiten erkennen. Unter den Nahrungskörpern sind Diatomeen und andere kleine Algen nicht sehr häufig, meist bestehen die Fremdkörper aus unregelmäßig zusammengeballten Massen, die sich im Methylgrün-Eosin-Gemisch grell grün gefärbt haben, und zweifellos von außen aufgenommene Schlammtheilchen darstellen.

Die beiden vorgenannten Zonen nehmen zusammengenommen etwa die Hälfte der Längenachse des Thieres ein, die dritte und vierte Zone zusammengenommen erfüllen die andere Hälfte, den Fundustheil der Schale. Wenn man diesen Theil der Sarkode am lebenden Thier betrachtet, so erscheint er meist vollkommen dunkelbraun bis beinah schwarz und lässt in seinem Centrum nur einen helleren kugeligen Körper, den Kern, undeutlich hindurchschimmern. Man erkennt bei stärkerer Vergrößerung leicht, dass die dunkle Färbung dieser Zone von der Einlagerung zahlreicher kleiner Körperchen herrührt, welche oft außerordentlich dicht um den Kern herumgelagert sind; meist erscheint die um die hintere Kernhälfte herumgelagerte Kugelkalotte dunkler Anhäufungen etwas heller als die Zusammenhäufung der dunklen Körperchen, welche die vordere Hälfte des Kernes umgiebt.

In meinen Kanadabalsampräparaten dagegen sieht die, um die hintere Kernhälfte gelagerte, Körperchenschicht vollständig hell aus, und unterscheidet sich von dem Plasma der ersten Zone nur dadurch, dass man ein mehr oder weniger regelmäßiges Wabenwerk zu erkennen glaubt, dessen Wabeninhaltsmassen hier und da einen eigenthümlichen Glanz verrathen; die dunklen Körperchen sind also in Kanadabalsampräparaten um die hintere Kernhälfte herum gar nicht mehr zu sehen. Desto deutlicher treten in diesen Präparaten die Körperchen, welche um die vordere Kernhälfte herumgelagert sind, hervor; es sind grüngelbliche, olivengrüne, bräunliche oder dunkelbraun gefärbte, meist kugelige, oft auch aus kugeligen Konkrementen bestehende Körperchen von starkem Lichtbrechungsvermögen.

Wo sind aber die Körperchen der hinteren Kernhälfte hingekommen? Zerdrückt man ein lebendes Exemplar der Cyphoderia vorsichtig, so sieht man mit zweifelloser Klarheit, dass die um die hintere und vordere Kernhälfte herumgelagerte Körperchenschicht aus ganz ungleichen Elementen zusammengesetzt sind. Während die Körperchen aus der Umgebung der vorderen Kernhälfte sich in dem zerdrückten Exemplar eben so darstellen, wie in Kanadabalsam-

präparaten, erscheinen die Körperchen der hinteren Schicht als mehr oder weniger polygonale, abgeplattete, oder rundliche oder ellipsoide Körperchen, die an sich keinerlei Farbe erkennen lassen, und nur durch ihre Übereinanderschichtung und durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen bei unverletzten lebenden Cyphoderien wohl in Folge vielfacher Reflexion dunkel erscheinen. Setzt man nun dem zerdrückten Thier irgend eine Mineralsäure hinzu, einerlei in welcher Koncentration, so verschwinden die farblosen Körperchen aus der hinteren Kernumgebung ohne Gasentwicklung fast momentan, während die Körperchen aus der vorderen Zone sich in ihrem Aussehen lange Zeit nicht ändern, wenn man sie mit Schwefel- oder Salpetersäure behandelt hat, dagegen ihre Färbung, nicht aber ihre Gestalt verlieren, wenn ihnen verdünnte Salzsäure zugesetzt worden ist.

Nach dem angegebenen Verhalten lässt sich nicht bezweifeln, dass die Körperchen der hinteren Hälfte der Kernumgebung, die ich jetzt als vierte Sarkodezone bezeichnen will, Exkretkörnchen im Sinne Bütschli's sind. Es stimmt ihre Gestalt denn auch ganz mit den Abbildungen, die Schewiakoff in seiner Arbeit (12b) von den Exkretkörnchen des Paramaecium gegeben hat, hauptsächlich mit Fig. 3 *g—l*, Taf. III l. c. Schewiakoff hat bekanntlich die Exkretkörnchen der Infusorien als phosphorsauren Kalk oder sauren phosphorsauren Kalk erkannt, und wegen der Ähnlichkeit der Gestalt wird sich kaum zweifeln lassen, dass die Exkretkörnchen der Cyphoderia aus derselben Substanz bestehen, wennschon ich sehr im Zweifel bin, ob alle diejenigen Körperchen, die man seither als Exkretkörnchen bezeichnet hat, dieselbe chemische Zusammensetzung haben. Jedenfalls habe ich in sehr vielen anderen Testaceen, z. B. Difflugia pyriformis, nie die Spur ähnlicher, in Säuren leicht löslicher Substanzen gefunden, dagegen oft andere Einlagerungen, welche dem äußeren Ansehen nach mit ihnen verwechselt werden könnten (Taf. IV, Fig. 15 und 17 *E*). In Pontigulasia incisa nov. gen. nov. spec. finden sich zahlreiche (gegen 500 gezählt) ellipsoide oder ovoide Körperchen, von der in Fig. 23, Taf. IV, wiedergegebenen Gestalt mit kreisrundem Querschnitt, welche ebenfalls gegen Salzsäure sehr resistent sind, und nach Auswaschung der Salzsäure durch Jodzusatz keine Veränderung erleiden.

In meiner Dissertation (10 a) glaubte ich durch die Murexidprobe die Exkretkörnchen als Harnsäure nachgewiesen zu haben. Ich kann hier nur wiederholen, dass ich damals nach Eindampfung von zahlreichen Stylonichia mytilus mit Salpetersäure und nach Zusatz von Kalilauge zu dem eingedampften Rückstande, kleine, stark blau gefärbte, Körperchen in dem Präparate vorfand, die ich

mit den vorher konstatirten Exkretkörnchen identificiren zu müssen glaubte. Möglich, dass ich mich in dieser Identificirung geirrt habe, — die Eindampfung wurde über der Flamme und nicht unter dem Mikroskop vorgenommen, so dass die Diskontinuität der Beobachtung eine Verwechslung von gleich großen und ähnlich gestalteten Gebilden zur Folge gehabt haben mag. Die Rothfärbung nach Zusatz von Ammoniak zu dem mit Salpetersäure eingedampften Stylonichiapräparat war weit weniger deutlich als die Blaufärbung, und da auch sonst sehr kleine Körperchen unter dem Mikroskop unter den Lichtbrechungsverhältnissen starker Vergrößerungen leicht eine röthliche Farbe annehmen, möchte ich auf diese Färbung kein weiteres Gewicht legen. Die damals von mir erzielte Blaufärbung harrt aber noch einer Erklärung; um so mehr, als auch GRIFFITH[1] in Infusorien gelegentlich durch die Murexidprobe, ohne meine Arbeit zu kennen, Harnsäure nachgewiesen zu haben glaubt. GRIFFITH betont allerdings, dass sich diese Harnsäure nur manchmal finde. Wenn ich auch keinen Augenblick im Zweifel darüber bin, dass die Untersuchungen SCHEWIAKOFF's in jeder Beziehung unanfechtbar sind, und dass er die Natur der Exkretkörnchen vielleicht für viele Infusorien ermittelt hat, so möchte es doch nicht unangebracht sein, auch in Zukunft die Salpetersäure-Kalilauge-Einwirkung auf die Einlagerungen der Infusorien zur Anwendung zu bringen: vielleicht wird hierdurch noch einmal, wenn auch nur die gelegentliche Existenz bestimmt charakterisirter, von den Exkretkörnchen verschiedener, Einlagerungen im Körper mancher Infusorien dargethan. Ich selbst habe schon einige Male meine früheren Reaktionen auch an Stylonichia mytilus wieder vorgenommen; leider aber bis jetzt ohne Erfolg.

Weitere Reaktionen als die schon mitgetheilte Einwirkung von Mineralsäuren habe ich nicht zur Anwendung gebracht. Das Unsichtbarwerden der Exkretkörnchen in Kanadabalsampräparaten ist vielleicht der Einwirkung der Pikrinschwefelsäure, vielleicht der Lichtbrechung des Kanadabalsams, vielleicht beiden Faktoren zuzuschreiben. Der von den einzelnen Körnchen eingenommene Raum kann wie eine größere Protoplasmawabe aussehen, ist aber keine. Bei Cyphoderia habe ich die Elementarwaben, an deren Existenz ich nicht im geringsten zweifle, überhaupt nicht zu Gesicht bekommen.

Die Körperchen, welche die vordere Kernhälfte der Cyphoderia umgeben, sind wie gesagt grüngelblich, olivengrün, bräunlich oder dunkelbraun gefärbt; auch ihre Gestalt ist ziemlich wechselnd, meist sind es einfache Kügelchen von wechselndem Durchmesser. Diese Kügelchen treten dann zu Aggregaten zusammen, die manchmal Traubenform annehmen, meist aber nur aus wenigen Perlen zusammengesetzt erscheinen; hier und da treten sie jedoch zu größeren unregelmäßig geformten Aggregaten zusammen (Taf. V, Fig. 11).

[1] A. B. GRIFFITH, »A method of demonstrating the presence of uric acid in the contractil vacuoles of some lower organisms.« Proc. R. Soc. Edinburgh. Vol. XVI. p. 131—135.

Die Körperchen haben eine außerordentlich große Ähnlichkeit mit den von mir in den Fäkalballen der Saccammina sphaerica beschriebenen Xanthosomen (10c); ob diese Ähnlichkeit auf einer gleichen chemischen Zusammensetzung beruht, muss vorläufig dahingestellt bleiben, ist mir aber nicht unwahrscheinlich. Auf alle Fälle weist aber ihre Formgestaltung darauf hin, dass wir es auch hier wie bei den Xanthosomen mit allmählich erstarrenden Substanzen zu thun haben, die in verschiedenem Erstarrungsgrad an einander gerathen und zu traubigen Aggregaten verschmelzen können (10d). Falls diese Körperchen, die ich Phäosomen nennen will, bei den Testaceen oder anderen Protozoen weiter verbreitet sein sollten, wird man sich auch hier vorsehen müssen, sie nicht mit Exkretkörnchen zu verwechseln, da nach Bütschli auch die Färbung der Exkretkörnchen in der Regel etwas dunkel mit einem Stich ins Gelblichbraune oder Olivenfarbige ist.

In Hyalopus (Schaudinn) kommen genau so aussehende Körperchen, zuweilen in großer Menge, vor; auch sie sind gegen Säure und vor Allem gegen Kalilauge sehr resistent, können also keine Exkretkörnchen sein.

Chemischen Reagentien gegenüber verhalten sich die Phäosomen fast in jeder Beziehung anders als die Exkretkörnchen. In Kalilauge sehr verschiedener Koncentration konnte ich selbst nach sechs Tagen, während welcher sie im Wärmeschrank bei ca. 46° C. gehalten wurden, keinerlei Veränderung an ihnen wahrnehmen; die Gehäuse und die Weichkörper, in denen sie gelegen hatten, waren während dieser Zeit gänzlich spurlos verschwunden, so dass das längere Erwärmen mit Kalilauge für ihre Reindarstellung empfohlen werden kann. In kalter koncentrirter Schwefelsäure blieben sie sehr lange unverändert, nach sechs Stunden hatten sie sich aber vollständig gelöst; in stark verdünnter Salzsäure wurden sie erst hellgelb dann grüngelblich, dann wurden sie in der Weichkörpermasse dem Auge unkenntlich. Stärkere Salzsäure nimmt ihnen fast momentan ihre Färbung; einmal habe ich bei Zusatz von koncentrirter Salzsäure (die betreffende Cyphoderia lag aber in Wasser, weil die Beobachtung dadurch bedeutend erleichtert wird, so dass die Salzsäure doch nur verdünnt zur Wirkung kam) äußerst deutlich wahrgenommen, dass die Färbung der Phäosomen nach und nach, wenn auch bei genügender Koncentration der Salzsäure schnell aus den Phäosomen entweicht, indem sie sich in immer kleiner werdenden, koncentrischen Kreisen nach dem Mittelpunkt des Phäosoms zurückzieht, um schließlich auch hier zu verblassen. Der Um-

fang der Phäosome hatte sich dabei nicht geändert, die Kontouren der nunmehr blass und wasserhell erscheinenden, kugeligen Körper ließen sich bei geeignetem Gebrauch von Spiegel und Irisblende noch klar und deutlich erkennen. Durch dieses Verhalten schien mir nahegelegt, dass die Phäosomen keine einfache, chemische Verbindung darstellen, sondern zum mindesten aus dem Gemisch zweier Substanzen beständen, von denen die eine gefärbt, in Kalilauge unlöslich, in Salzsäure leicht löslich sei, die andere aber ungefärbt und gegen Salzsäure resistent sei. Die Farbe der gefärbten Substanz sowie ihr chemisches Verhalten gegen Kalilauge und Salzsäure ließen mich auf ein Eisenoxydsalz in Betreff der gefärbten Substanz vermuthen, und diese Muthmaßung hat sich denn auch durch die Berliner Blaureaktion als zutreffend erwiesen. Man setze einer Cyphoderia mit Phäosomen zuerst gelbes Blutlaugensalz zu, dann lasse man eine stark verdünnte Salzsäure dem Präparat zufließen. Es wird dann zuerst die oben beschriebene Bläuung des Gehäuses eintreten, diese wird dann bald verschwinden und den Weichkörper mit den Phäosomen ungehindert hindurchscheinen lassen. Die Phäosomen erscheinen jetzt tiefblau und heben sich gegen die Derivate des Weichkörpers, die zum Theil auch eine leichte, aber bald wieder verschwindende Bläuung angenommen haben, scharf und deutlich ab. An der Anwesenheit von Eisenoxyd oder eines Eisenoxydsalzes in den Phäosomen kann somit nicht gezweifelt werden.

Die Resistenzkraft der Phäosomen gegen Säuren und Alkalien, sowie ihr Gehalt an Eisenoxydsalz lassen einen genetischen Zusammenhang von Phäosomen und Schalenmaterial vermuthen. Hierfür spricht auch der Umstand, dass sich in sprossenden Cyphoderien nur wenig Phäosomen befinden, während in nicht sprossenden Exemplaren 70—100 Phäosomen gar nicht selten sind; während des Sprossungsaktes scheinen Phäosomen verbraucht zu werden; man sieht sie nach der Baustelle hin verschoben, allerdings meist nicht in nächster Nähe derselben (Taf. V, Fig. 6, 7 und 8, Phäosomen in allen Figuren gelb gezeichnet). In dem Exemplar Fig. 2, Taf. V liegen sogar dem plättchenlosen Gehäusetheil einzelne Phäosomen auf, sie nehmen also direkt die Stellung der Plättchen ein. Auf keinen Fall ist die Verwendung der Phäosomen beim Schalenaufbau in normalen Fällen eine direkte; man sieht nämlich in vielen Exemplaren den Weichkörper namentlich die dritte und vierte Zone, oft auch die zweite mit einer großen Zahl von Reserveplättchen erfüllt (Taf. V, Fig. 6); oft sind sie in diesen Zonen in dichter

Lage um Vacuolen herum gelagert (Taf. V, Fig. 3). Am deutlichsten treten die Reserveplättchen in ausgestorbenen Schalen hervor, wo sie nach Aussterben des Weichkörpers meist allein in der Schale zurückbleiben; sie zeigen schon Größe und Gestalt der künftigen Schalenplättchen. Je größer ihre Zahl ist, desto geringer scheint gesetzmäßig die Zahl der Phäosomen. Ich glaube hiernach, dass die Phäosomen sich in Reserveplättchen umwandeln, also gleichsam das Rohmaterial für die künftigen Schalenplättchen darstellen. Auffallend ist dabei die erstaunliche Resistenz der Phäosomen gegen Kalilauge, in der sich die Schalenplättchen bald lösen, sie bringt die Phäosomensubstanz in größere Nähe des gewöhnlichen Chitins, als die Schalenplättchen, die ein in Kalilauge lösliches Umwandlungsprodukt des eigentlichen Chitins darzustellen scheinen.

Wenn die Xanthosomen der Saccammina und des Hyalopus, wie ich vermuthen möchte, Gebilde derselben Art vorstellen, so darf darauf aufmerksam gemacht werden, dass die genannten Formen eben so wie Cyphoderia typische Schlickfresser sind; vielleicht ist die Produktion der Phäosomen an die Gegenwart von Schlick gebunden.

Im Weichkörper der Cyphoderia margaritacea lassen sich also unterscheiden:

1) vacuolige Zone, 2) Zone der Nahrungskörper, 3) Phäosomenzone, 4) Exkretkörnerzone. Der Kern wird von der dritten und vierten Zone umhüllt; zwei bis drei pulsirende Vacuolen liegen in der dritten Zone; Reserveplättchen werden in der dritten und vierten, manchmal auch in der zweiten Zone zu gewissen Zeiten angetroffen.

Schewiakoff konnte bei Euglypha nur drei Zonen unterscheiden; die Exkretkörnchen lagen nämlich nicht in einer besonderen Zone, sondern lagen mit den Nahrungskörpern zusammen in der zweiten Zone. Schewiakoff schloss daher, dass in der zweiten Zone die Assimilationsvorgänge vor sich gehen. Wenn die Assimilationsvorgänge die Bildung der Exkretkörnchen, etwa als Nebenprodukt, zur Folge haben, wie Schewiakoff zu meinen scheint und wie auch ich anzunehmen geneigt bin, so muss sich bei Cyphoderia im Unterschied zu Euglypha ein Theil des Assimilationsvorganges hinter dem Kern in der vierten Zone, nicht vor demselben wie bei Euglypha in der zweiten Zone abspielen, während die Verdauung auch bei Cyphoderia in dem zweiten, die Nahrungskörper enthaltenden Abschnitt vor sich gehen wird. Der Assimilationsakt ist also jedenfalls nicht immer auf die zweite Zone in seinem ganzen Umfange beschränkt. Die Unterscheidung der drei

Zonen nach Funktionen, wie sie SCHEWIAKOFF für Euglypha aufgestellt hat und wie sie für diese Testacee auch gelten mag, nämlich die erste mit lokomotiver, die zweite mit nutritiver und die dritte mit reproduktiver Funktion, darf demnach nicht für alle Testaceen verallgemeinert werden.

Die Scheidung der einzelnen Zonen von einander ist bei Cyphoderia eben so wie bei Euglypha (SCHEWIAKOFF, 12a) keine scharfe, manchmal sogar eine recht verschwommene; gelegentlich sind einige lose Nahrungskörper bis dicht an die Kernmembran nach hinten verschoben; die Phäosomen können zuweilen bis in die Umgebung der hinteren Kernhälfte eindringen, und dass schließlich auch in der vorderen vacuolären Zone häufig Nahrungskörper gefunden werden, ist schon desshalb begreiflich, weil die Nahrungskörper die vordere Zone erst durchwandern müssen, bevor sie in die zweite Zone gelangen. Gleichwohl ist die Unterscheidung der genannten Zonen bei dem weitaus größten Theil der von mir studirten Cyphoderien leicht durchführbar.

An dieser Stelle mag noch bemerkt werden, dass bei vielen anderen Testaceen die Abgrenzung der einzelnen Zonen oft eine viel schärfere ist als bei Euglypha und Cyphoderia, vor Allem setzt sich bei gewissen Difflugien, welche nach seitherigem Gebrauche zu Difflugia pyriformis Perty gestellt werden müssten, die generative Schicht SCHEWIAKOFF's, die bei Cyphoderia in eine Phäosomen- und Exkretkörnerschicht geschieden werden muss, auf das allerschärfste von den vorangehenden Schichten ab. Während die beiden ersten Schichten sich bei diesen Formen sehr ablehnend gegen künstliche Färbung verhalten, nimmt die rings um den Kern gelagerte Zone außerordentlich viel Farbe an, und sie tritt dadurch so intensiv den anderen Schichten gegenüber hervor, dass sie bei geringerer Vergrößerung wie von einer besonderen Membran umgeben erscheinen kann. Nahrungskörper findet man nie in sie hinein verschlagen. Man wird diese so scharf abgegrenzte Plasmaschicht mancher Testaceen vielleicht als perinucleäre Zone zweckmäßig bezeichnen.

Die Pseudopodien erscheinen hyalin, gabeln sich gelegentlich in einiger Entfernung von dem Gehäuse, sind dünn, fast fadenförmig und manchmal außerordentlich lang; ich habe Pseudopodien beobachtet, die fünfmal so lang waren als das Gehäuse des betreffenden Thieres. Anastomosen zwischen den einzelnen Pseudopodien habe ich nicht wahrgenommen. Öfters sah ich, dass eine

beliebige Stelle eines langausgestreckten Pseudopodiums sich an irgend einen fremden Gegenstand festheftete, und dass dann die von dem Anheftungspunkt distalwärts gelegene Pseudopodienstrecke nach dem Anheftungspunkt zurückfloss, während gleichzeitig die zwischen Gehäusemündung und Anheftungsstelle gelagerte Pseudopodienstrecke sich schneller oder langsamer verkürzte. Es wurde so das Gehäuse, manchmal ziemlich rasch, nach der Anheftungsstelle hin fortgezogen, und an der Anheftungsstelle entstand dabei eine Zusammenhäufung von Protoplasma, die entweder in das Gehäuse aufgenommen wurde, wenn es herangekommen war, oder auch aus sich heraus wieder neue Pseudopodien ausschickte, bevor noch das Gehäuse die Protoplasmaanhäufung erreicht hatte. Die Stelle der Anheftung fungirte also als Sammelstelle für das Pseudopodienprotoplasma, und es scheint mir sehr wahrscheinlich, dass in denjenigen Fällen, wo das zusammengeflossene Plasma von dem Gehäuse aufgenommen wird, auch Nahrungskörper mit dem Plasmaklümpchen in das Gehäuse eintreten; doch bin ich hierüber zu keinem bestimmten Resultat gekommen.

Eine merkwürdige Wahrnehmung habe ich an Exemplaren gemacht, die mit ihren Schalen in Berührung gekommen waren. Zur Zeit, als ich in meiner Kultur Konjugationsexemplare vorgefunden hatte, versuchte ich, ob ich nicht durch künstliche Annäherung zweier Thiere die Konjugation derselben veranlassen könnte. Sobald ich nun die Cyphoderien bei diesen Annäherungsversuchen bis zur Berührung ihrer Schalen an einander brachte, verklebten die beiden Schalen mit einander, einerlei an welchen Schalenstellen die Berührung stattgefunden hatte. Hielt sich z. B. das eine der beiden Thiere an der Glasnadel, welche ich zum Experimentiren gebrauchte, fest, und war die Berührung mit einer anderen Schale durch das an der Nadel festhaltende Thier erfolgt, so konnte ich nun auch das andere Thier mit der Nadel fortziehen, ohne dass die Nadel mit dem anderen Thier in direkter Berührung stand. Zur Berührung gebrachte Thiere zogen sich fast immer kurz nach der Berührung in ihr Gehäuse zurück, schickten aber bald nachher wieder Pseudopodien aus und bewegten sich dann schließlich mit Hilfe der Pseudopodien nach entgegengesetzten Richtungen von einander fort, dabei glitt die eine Schale an der anderen meist so lange hin, als ihre entgegengesetzte Bahn gemeinsame Berührungspunkte gestattete. Bei der schließlichen Trennung ließ sich zwischen beiden Schalen ein Flüssigkeitstropfen deutlich erkennen, der zu-

nächst zu einem kurzen dicken Cylinder ausgezogen wurde (Taf. V, Fig. 15*b*, *Tr*), sich dann in die Figur zweier mit ihren Spitzen auf einander gestellter Kegel umwandelte, und schließlich an der Verbindung der Kegelspitzen durchriss. Obgleich dieser Vorgang sehr rasch verlief, ließ er sich genau verfolgen; die getrennten Kegel verschwanden dann augenblicks, und an den Schalen war nichts mehr von der aus einander gezogenen Flüssigkeit zu sehen. Beim Durchreißen des Flüssigkeitstropfens geriethen die beiden Schalen in eine kurze pendelnde Bewegung, welche augenscheinlich eine Reaktion auf die plötzliche Trennung der vorher verklebten, nach entgegengesetzten Richtungen fortgezogenen Schalen war. Ich habe sechs bis acht Schalen neben einander zur Verklebung gebracht (Taf. V, Fig. 15a), und dabei jedes Mal beim Abgehen eines Thieres aus dem Verband den Tropfen zwischen seiner Schale und der Schale des benachbarten Thieres auftreten sehen; bei dem Loslösen eines Thieres gerieth fast jedes Mal der ganze übrige noch zusammenhängende Thierverband in ein leichtes Zittern.

Ich glaubte nun zunächst, diese Vorgänge auf eine klebrige Beschaffenheit der Schale selbst zurückführen zu müssen; aber ausgestorbene Schalen hafteten, wie sich bei weiteren Versuchen ergab, nicht an einander; Fremdkörperchen, wie kleine Karminpartikelchen, die ich im Wasser suspendirt an den Thierchen vorbeiströmen ließ, blieben an den Schalen nicht haften, wenn sie auch gegen dieselbe anschlugen — die Schalen der Cyphoderien zeichnen sich den Schalen vieler anderer Testaceen gegenüber gerade durch besondere Reinheit aus, was bei einer allgemeinen Klebrigkeit derselben gar nicht zu verstehen wäre, denn sie kommen mit Stoffen genug in Berührung, die ihnen anhaften müssten. So bin ich denn zu der Vermuthung gekommen, dass die Schale der Cyphoderia von einer dünnen Protoplasmadecke umkleidet wird, welche an den Berührungspunkten zweier Thiere zusammenfließt und die in Berührung gerathenen Thiere so lange zusammenhält, bis ihre gegenseitige Entfernung sie wieder aus einander reißt.

Auf die Existenz eines solchen perithalamen Sarkodemantels glaube ich auch nachfolgende Beobachtung zurückführen zu dürfen. Ich fand nämlich einmal eine Cyphoderia, auf deren Schalenoberfläche sich mit außerordentlicher Geschwindigkeit eine kleinere Diatomee bewegte — sie lief so schnell auf der Schalenoberfläche hin und her, dass ich sie nur dann als Diatomee erkennen konnte, wenn sie an dem Mündungsrand der Cyphoderia angelangt war,

dann hatte sie sich nämlich für kurze Zeit festgerannt; ich glaubte mehrere Male, sie würde am Mündungsrand in das Schaleninnere umbiegen, aber als ob der Schwung zu dieser Überführung in das Schaleninnere nicht ausgereicht hätte, lief sie jedes Mal nach einer kurzen Pause am Mündungsrande nach dem hinteren Schalenende zurück, um mit gesteigerter Schnelligkeit wieder dem Mündungsrand der Cyphoderia-Schale zuzuschießen. Dieser Bewegungsverlauf wurde in etwa zehn Sekunden fünfmal wiederholt, schließlich riss sich die Diatomee am hinteren Schalenende von der Schale los; nach dem Loskommen von der Schale bewegte sie sich nur noch eine kurze Strecke und blieb dann regungslos liegen. Ich habe niemals Diatomeen sich so schnell bewegen sehen, wie jene auf der Schalenoberfläche der Cyphoderia, und glaube desshalb, dass ihre Schnelligkeit nicht allein das Resultat ihrer Eigenbewegung war, sondern dass der aus dem Verkleben der Schalen gefolgerte perithalame Sarkodeüberzug sich in fließender Bewegung befindet und dadurch die Schnelligkeit der Bewegung gesteigert hat, falls er sie nicht etwa allein zu Wege brachte. Leider fand ich vor dem Absterben meiner Cultur keine Zeit mehr, durch künstliches Zusammenführen von Diatomeen und Cyphoderien die Beobachtung durch das Experiment zu wiederholen.

Die Kommunikation zwischen Körpersarkode und den jedenfalls vorhandenen perithalamen Sarkodemantel mag am Mündungsrande der Schale und da, wo sich am hinteren Schalenende eine zufällige Öffnung (cf. p. 47 u. 48) findet, wohl auch durch diese hindurch stattfinden. Der Weichkörper lässt nach meinen Beobachtungen, welche mit den früheren F. E. Schulze's (14) übereinstimmen, vom vorderen Gehäuserand während des Lebens nicht los; wenn der Weichkörper die Schale nicht ganz ausfüllt, so bleibt der Schalenfundus leer, und es treten nur wenige pseudopodienartige Fortsätze durch den leeren Raum hindurch, um sich an der Schale anzusetzen. Nur beim Absterben, das ich oft beobachtet habe, zieht sich der Weichkörper vom Schalenrand in den Schalenfundus zurück, um sich kugelig zusammenzuballen und die Form anzunehmen, welche Max Schultze fälschlich für die Vorbereitung zur Fortpflanzung hielt (15). Das stete Festhalten der Sarkode am Mündungsrande hängt vielleicht damit zusammen, dass die gesuchte Kommunikation zwischen äußerem Sarkodemantel und Innensarkode hier aufrecht erhalten werden muss. Bei konservirten Thieren scheint die Kommunikation zu zerreißen (Taf. V, Fig. 2). Durch künstliche Färbung

ist der Plasmaüberzug in Methylgrün-Eosin nicht nachzuweisen, — was übrigens bei dem spärlichen Färbungsvermögen der ersten Plasmazone nicht verwundern kann — auch auf andere Weise vermochte ich ihn nicht sichtbar zu machen. Ich glaube, dass die perithalame Sarkodeschicht außerordentlich dünn ist, so dass sie durch die Beugungserscheinungen der stark lichtbrechenden Schale (mit ihrer Deckschicht) für das Auge unkenntlich wird.

Wenn die äußere Deckschicht etwa die Erscheinungen, die ich durch die Annahme eines perithalamen Sarkodeüberzuges zu erklären versucht habe, zuwege bringen sollte, so müsste sie als lebendes Protoplasma und nicht als Abscheidungsprodukt desselben angesehen werden.

Ein sicherer Nachweis des perithalamen Sarkodeüberzuges würde der Cyphoderia höchst wahrscheinlich eine Sonderstellung unter den Testaceen anweisen, welche sie in nähere Beziehung zu den Gromien brächte; auch die spitzen hyalinen Pseudopodien weisen vielleicht nach dieser Richtung.

c. Der Kern.

Der Kern war in allen von mir untersuchten Exemplaren in der Einzahl vorhanden. Sein Durchmesser wechselt zwischen 14,9 und 25,3 μ; wobei durchgängig als Regel gilt, dass die zu den größeren Kernen gehörenden, den Schalenraum mehr oder weniger ausfüllenden Weichkörper sehr viel mehr Einlagerungen, Exkretkörnchen, Xanthosomen und Reserveplättchen enthalten als die Weichkörper mit kleinen Kernen, die außerdem die Schale nur bis zur Hälfte ausfüllen. Es geht daraus hervor, dass die Weichkörper mit kleineren Kernen erst kürzlich einen Sprossungsvorgang durchgemacht hatten, ehe sie konservirt wurden (cf. p. 52 u. 71).

Nachdem der Kern während des Sprossungsaktes halbirt worden ist, braucht er längere Zeit des Wachsthums, ehe er sich während eines neuen Sprossungsaktes von Neuem theilen kann. SCHEWIAKOFF fand, dass bei Euglypha nach der Kerntheilung sofort die Tochterkerne dem ursprünglichen Mutterkern an Größe wieder ähnlich werden; bei Cyphoderia ist dies nicht der Fall; der Kern wächst hier erst allmählich mit dem Weichkörper wieder auf theilbare Größe heran.

Der Kern stellt eine kuglige, weit seltener eine elliptische, von einer deutlichen Membran umhüllte, mit einer homogen erscheinenden Grundmasse erfüllte Blase dar, in welcher drei bis neun Binnenkörper (Nucleolen anderer Autoren) an beliebigen Stellen suspendirt sind.

F. E. Schulze fand nur einen oder wenige Nucleolen innerhalb des Kerns; eben so erwähnt Penard nur einen Nucleolus; woher diese Beobachtungsdifferenzen kommen, weiß ich nicht; ich habe auch nach Konservirung mit Sublimat oder Sublimat-Eisessig nie bloß einen Binnenkörper gefunden. Die Binnenkörper treten so überaus deutlich in der homogenen Kerngrundmasse hervor, dass an ein Verzählen oder einen Beobachtungsfehler auf der einen oder der anderen Seite gar nicht gedacht werden kann. In der Methylgrün-Eosin-Mischung haben sie sich roth mit einem Schein nach Rosa hin gefärbt. Von 72 Kernen, in welchen die Binnenkörper gezählt wurden, enthielt:

1	Kern	=	8	Binnenkörper,
9	Kerne	=	7	-
14	-	=	6	-
21	-	=	5	-
23	-	=	4	-
4	-	=	3	-

am häufigsten wurden also vier und fünf Binnenkörper angetroffen. Der Durchmesser der Kerne betrug im Mittel nach Messungen an denselben 72 Kernen:

Für	8	Binnenkörper	17,8 μ
-	7	-	18,6 -
-	6	-	18,3 -
-	5	-	17,89 -
-	4	-	18,3 -
-	3	-	20,86 -

Es geht daraus hervor, dass die Zahl der Binnenkörper nicht etwa mit der Größe des Kernes wächst, sonst könnten die Durchschnittsmaße der Kerne für vier bis acht Binnenkörper nicht annähernd gleich sein; drei Binnenkörper sind den Messungen zufolge nur in großen Kernen vorhanden; es stimmt dies mit meiner auch sonst, an nicht gemessenen Kernen gemachten, Erfahrung überein, dass drei Binnenkörper nur in sehr großen Kernen vorkommen.

Die Größe der Binnenkörper selbst schwankt zwischen 1,04 und 5,7 μ. Ihre Gestalt ist meist kuglig, manchmal langgestreckt-ellipsoidisch, manchmal biskuitförmig; zuweilen sitzt einem großen Binnenkörper ein kleiner unmittelbar an, so dass beide ein Ganzes bilden. Sind nun diese Gestaltverschiedenheiten auf Theilungszustände der Binnenkörper zurückzuführen, wie man früher vielfach für ähnliche Fälle annahm? Sicherlich nicht.

Der Kern wächst mit seinem Alter; in großen Kernen müssten also, wenn die Binnenkörper sich durch Theilung vermehrten, mehr Binnenkörper erwartet werden als in kleinen; gerade das Gegentheil ist der Fall, bei sehr großen Kernen finden sich meist nur ganz wenige Binnenkörper. Für die in den Cyphoderia-Kernen enthaltenen Binnenkörper kann es als unbestreitbare Thatsache gelten, dass nicht Theilungen, sondern im Gegentheil Verschmelzungen derselben eintreten. Die Verschmelzungen scheinen jedoch keine gesetzmäßigen Stellungen in der Kernentwicklung einzunehmen; da dem Sinken der Binnenkörperanzahl nicht ein entsprechendes Steigen des Kerndurchmessers im Mittel gegenübersteht.

Die Verhältnisse liegen allem Anscheine nach derart, dass Verschmelzungen der Binnenkörper eintreten, wenn sie zufällig an einander gerathen, dass sie nicht aber nothwendig an einander zu gerathen brauchen, und dass desshalb auch ihre Verschmelzung ausbleiben kann. Mir ist es aufgefallen, dass Kerne mit nur wenigen, drei bis fünf, Binnenkörpern öfters die seltene elliptische Gestalt zeigen als andere Kerne mit mehr Binnenkörpern; ich glaube, dass die elliptische Gestalt durch Druck vom Weichkörper aus dem Kern aufgezwungen wird. Bei solchen Vorgängen muss die Kerngrundmasse in Bewegung gerathen und kann hierbei die Binnenkörper zufällig zusammenbringen.

Ich habe zwei Reihen von Kernen in Fig. 9, Taf. V dargestellt, die obere Reihe soll als Beispiel für diejenigen Fälle gelten, wo eine Verschmelzung der Binnenkörper mehr oder weniger unterblieben ist, so dass sich in dem recht großen Kern (*d*) noch die selten beobachtete Zahl von neun Binnenkörpern findet; die untere Reihe soll den Fall einer frühen Verschmelzung der Binnenkörper veranschaulichen. Die Reihen sind aus einzelnen, mit der OBERHÄUSER'schen Kammer gezeichneten Kernen verschiedener, konservirter Thiere zusammengesetzt worden.

Um zu ermitteln, ob die Binnenkörpersubstanz als Ganzes mit dem Wachsthume des Kernes an Masse zunehme, habe ich bei den 72 Kernen die Radien der einzelnen Binnenkörper für jeden Kern gemessen, aus diesen Radien dann für jeden Kern das Mittel der Radien bestimmt und diese Mittel wieder zu einem Mittel für Kerne mit gleicher Anzahl von Binnenkörpern zusammengezogen; aus den letzteren wurde dann das mittlere Gesammtvolumen aller in einem Kern vorhandenen Binnenkörper berechnet. Es ergab sich hierbei im Mittel:

Das Gesammtvolumen von	7	Binnenkörpern	=	50,23 cμ
- -	6	-	=	51,05 -
- -	5	-	=	49,67 -
- -	4	-	=	44,28 -
- -	3	-	=	70,93 -

Wenn man bedenkt, dass diese Berechnung, welche nicht immer leicht zu messende Größen in der dritten Potenz [1] enthält, nicht unerheblichen Fehlerquellen ausgesetzt gewesen sein muss, so wird man den Unterschied von nicht ganz acht cμ, welcher sich im Gesammtvolumen von vier und sechs Binnenkörpern kund giebt, nicht allzu hoch anrechnen dürfen. Man wird das Gesammtvolumen von vier bis sieben Binnenkörpern eines Kernes für annähernd gleich betrachten dürfen. Die 70 cμ, welche das Gesammtvolumen von drei Binnenkörpern ausmachen, werden jedoch eine Extrastelle beanspruchen. Es ergiebt sich also aus diesen Berechnungen, dass das Mittel des Gesammtvolumens der Binnenkörper sich während des Kernwachsthums lange Zeit hindurch gleich bleibt, also weder zunimmt noch abnimmt; dass eine Zunahme der Binnenkörpersubstanz erst auf Größenstufen des Kerns erfolgt, welche, wie ich jetzt zeigen werde, augenscheinlich dicht vor der Kerntheilung liegen und bei welchen außerdem die Zahl der Binnenkörper durch gegenseitige Verschmelzung stark reducirt zu sein pflegt. Ich glaube, dass die betreffenden Kerne, die in meinen Präparaten recht selten vertreten sind, bereits Enchylema aus dem Weichkörper aufgenommen haben, um sich zur Theilung anzuschicken (cf. Enchylema-Aufnahme der Kerne bei Euglypha, SCHEWIAKOFF). Vielleicht hat das Enchylema die Binnenkörpersubstanz durch Quellung stark aufgetrieben, so dass sich daraus die Massenzunahme der Binnenkörpersubstanz in den großen Kernen erklärt; vielleicht ist durch die Wirkung des Enchylemas außerdem auch eine Verflüssigung der Binnenkörpersubstanz erfolgt, so dass die Verschmelzung der einzelnen Binnenkörper leichter stattfinden und ihre Zahl hierdurch fast ausnahmslos reducirt werden konnte. Sicher ist es, dass die Binnenkörper bei Beginn der Kerntheilung sich nirgends mehr nachweisen lassen, ihre Quellung ist wohl in eine vollständige Lösung übergegangen, sie scheinen sich also wie Nucleolen anderer Zellarten während der Kerntheilung zu

[1] Das Gesammtvolumen ist nach der Formel berechnet: Gesammtvolumen $= n\,(\frac{4}{3}\,r^3\pi)$, wo n die jeweilige Zahl der Binnenkörper, r die Hälfte des mittleren Binnenkörperdurchmessers für Kerne mit gleicher Binnenkörperzahl bedeutet.

verhalten. Leider habe ich keine Reaktionen auf die Natur der Binnenkörper hin unternommen; bei Difflugia pyriformis werden die Binnenkörper, die hier noch in größerer Zahl vorhanden sind als bei Cyphoderia nach Zusatz von 2%iger Essigsäure durch Aufquellung gänzlich unsichtbar, sie erscheinen aber wieder und nehmen ihre frühere Größe an, wenn man die Essigsäure mit Alkohol auswäscht. Bei Difflugia pyriformis bestehen die im Unterschied zu Cyphoderia stets an der Kernmembran befindlichen Binnenkörper also wohl thatsächlich aus Paranuclein (cf. O. HERTWIG, »Zelle«, p. 36), sie können hier unbedenklich als Nucleolen bezeichnet werden. Wenn die Binnenkörper der Cyphoderia ein ähnliches Verhalten aufweisen sollten, was sehr wahrscheinlich ist, so wären sie gleichfalls als Nucleolen anzusehen. Da eine solche Reaktion aber bis jetzt noch nicht gemacht ist und auch Chromatin nicht ausgeschlossen werden kann, behalte ich einstweilen für sie die Bezeichnung Binnenkörper bei. Ich habe diesen Ausdruck ja immer in sehr indifferentem Sinne gebraucht, für mehr oder weniger zähflüssige bis feste Substanzeinlagerungen im Kern, die weder mit Sicherheit den Nucleolen noch den Chromatin- oder Lininbestandtheilen des Kerns zugezählt werden können.

Chromatin- oder Lininbestandtheile habe ich nur in Kernen wahrgenommen, welche sich in Theilung befanden (Taf. V, Fig. 7 und 8), oder welche eben eine Theilung hinter sich hatten (Taf. V, Fig. 12).

In dem Kern des in Fig. 7 abgebildeten Exemplars lassen sich mit voller Sicherheit, wenn auch nicht gerade deutlich, Chromosomen erkennnen, welche im Begriffe stehen, sich zu einem Mutterstern zusammenzuordnen. Die Chromosomen sind nur sehr schwach gefärbt. Der Kern scheint große Polplatten zu besitzen, denen wohl ebenfalls große Protoplasmakegel anliegen, wenn diese Gebilde nicht etwa durch Schrumpfungserscheinungen vorgetäuscht, bez. vergrößert worden sind; deutlich sind auch sie in dem Präparate nicht. Auf alle Fälle steht fest, dass sich der Kern von Cyphoderia karyokinetisch theilt. Es war dies von vorn herein wegen der gleichen Theilung bei Euglypha zu erwarten, mag aber immerhin noch besonders betont werden, da über den Theilungsmodus der bei den meisten Testaceen (nicht bei Euglypha) vorkommenden Kerne mit mehreren oder vielen Binnenkörpern bislang nichts bekannt geworden war.

Der Kern des durch Fig. 8 wiedergegebenen Exemplars lässt, leider auch nur sehr undeutlich, ein ziemlich enges Liningerüst erkennen, das eine im Eosin äußerst schwach gefärbte Chromatinrinde

zu tragen scheint. Abplattung und Größe des Kerns, das vorgerückte Stadium des im Bau begriffenen Tochtergehäuses *B*, sowie das gänzliche Fehlen von Binnenkörpern beweist, dass auch dieser Kern bereits in die Stadien der karyokinetischen Theilung eingelaufen ist. Er befindet sich offenbar auf dem Stadium des dichten Knäuels, oder auf einem Vorstadium zu ihm.

In den eben getheilten Kernen der Fig. 12 sieht man eine größere Zahl Binnenkörper (Nucleolen) sich aus dem Kerngerüst (Tochterspirem) konsolidiren, sie nehmen offenbar ihren Ursprung aus dem chromatischen Gerüst. Die ebenfalls erst kurz vorher getheilten Kerne der Fig. 13 endlich zeigen bereits das Verhalten von gewöhnlichen Kernen, homogene Kerngrundmasse mit Binnenkörpern; vom Chromatin oder Liningerüst ist auch hier nichts mehr zu erkennen.

Da ich auf Grund anderer Untersuchungen, die später publicirt werden sollen, zu der Anschauung gekommen bin, dass karyokinetische Theilung bez. Chromosomenbildung nur da auftreten kann, wo ein Liningerüst mit Chromatinauflagerungen im ruhenden Kern vorhanden war, so glaube ich, dass auch Cyphoderia ein solches Ruhegerüst besitzt, obgleich ich es in meinen Präparaten mit ruhenden Kernen nirgends auffinden konnte. Offenbar war hier Konservirung und Färbung zur Klarstellung des Gerüstes nicht ausreichend; das Gerüst ist wohl sehr fein, so dass es erst bei seiner Verdichtung in den Kerntheilungsstadien leichter zum Vorschein gebracht werden kann.

d. Der Knospungsakt der Cyphoderia.

Im Gegensatz zu Schewiakoff kann ich den Fortpflanzungsvorgang der Testaceen, wie ihn dieser Forscher in klaren Details für Euglypha festzustellen vermochte, nicht für einen einfachen Theilungsvorgang halten, sondern sehe ihn mit Gruber für einen Knospungsvorgang mit darauffolgender Theilung an.

Bei Cyphoderia führt nämlich ein allmähliches, wenn auch auf keinen Fall ein langsames Wachsthum eines vor der Mutterschale angesetzten Schalenstückes zur Ausbildung der Tochterschale. Der Mündungstheil der Tochterschale erhält schon seine definitive Anordnung und Ausbildung, während ihr Fundustheil noch nicht einmal seiner Gestalt nach vorgebildet ist (Taf. V, Fig. 6, 7 und 8). Beim ersten Anblick früher Sprossungsstadien könnte man glauben, dass die Tochterschalen in der Nähe des Mündungstheiles gewaltsam

abgebrochen wären[1]. An konservirten, in Kanadabalsam aufgehellten Thieren (das Exemplar Fig. 6 wurde lebend aufgefunden und dann konservirt, diejenigen der Fig. 7 und 8 wurden erst nach ihrer Konservirung innerhalb der Grundprobe gefunden) lässt sich durch geeignetes Wenden der Präparate leicht feststellen, dass die scheinbaren Bruchränder der Tochterschalen sich in das Schaleninnere trichterartig umbiegen, um durch die engere Trichteröffnung einen Theil der Sarkode hindurchtreten zu lassen (Taf. V, Fig. 6, 7 und 8). Der trichterförmig nach innen gezogene Schalentheil zeigt noch nicht das hexagonale Gefüge des bereits fertigen Mündungstheiles in seiner ganzen Ausdehnung, nur in der Nähe des Mündungsrandes selbst ist die Sechsfelderung noch einigermaßen deutlich, nach der einwärts gewendeten Spitze des Trichters hin wird sie immer verschwommener, zuletzt in eine fast homogen aussehende Masse übergehend, welche die Trichterspitze einnimmt. Da, wo die Sarkode aus der Trichterspitze heraustritt, nimmt man zunächst kleeblattartige Bildungen wahr (Taf. V, Fig. 8 *kl*), die nichts weiter sind als einzelne mit einander verschmolzene Reserveplättchen. Es geht dies daraus hervor, dass auf die kleeblattähnlichen Gebilde weiterhin einzelne isolirte Reserveplättchen folgen, welche den einzelnen Blättern der Bildungen vollauf entsprechen (Fig. 8 *Pl* und Textfig. 2 *kl*, p. 85). Wie ich später zu zeigen versuchen werde, werden die Reserveplättchen nach der Baustelle am Trichterrande hin zusammengeschoben, eine Kittmasse lagert sich zwischen sie, vereinigt sie zunächst zu kleeblattartigen Gebilden, und zieht sie dann an den Trichterrand des Neubaues heran. Erst mit der allmählichen Erstarrung der Kittsubstanz tritt dann die sechseckige Form der Plättchen wieder deutlich hervor. Über die physikalischen Momente, welche hierbei und bei der schließlichen Umstülpung der neuen Wand in die Ebene der Tochterschale eine Rolle spielen, wird Näheres weiter unten, Beitrag V, mitgetheilt werden. Man wird aber hier schon erkennen, warum alle Umänderungen in der Schalenwölbung oder in der Plättchengröße, welche öfters an den Schalen wahrgenommen werden, immer nur von einem Schnittkreise der Schale (cf. p. 48 u. 49) ihren Ursprung nehmen. Die Schnittkreise entsprechen den ehemaligen Umstülpungsrändern der Wachsthumstrichter; der Wechsel in Form oder Gefüge der Schale hinter einem gewissen Schnittkreise ist dadurch vollständig erklärt, dass die Tochterschalen nicht mit einem

[1] Zu diesem Glauben ist GRUBER gekommen, der ein solches Knospungsstadium schon beobachtet hat.

Male in toto angelegt, sondern allmählich aufgebaut werden. Zu Anfang des Sprossungsaktes müssen die Plättchen öfters noch kümmerlicher, kleiner ausgebildet sein, als später, wenn der Fundustheil der Schale angelegt wird (cf. Schalen mit kleinplattigem Mündungs- und großplattigem Fundustheil); ja manchmal scheinen Reserveplättchen zu Anfang des Sprossungsaktes überhaupt noch nicht vorhanden zu sein, und erst später gebildet zu werden (Taf. V, Fig. 2); statt der Reserveplättchen wird hier sogar gelegentlich ihr Rohmaterial der Schale einverleibt. Auf alle Fälle werden also während des Sprossungsaktes noch Reserveplättchen neu gebildet, oder schon vorhandene, kleinere Reserveplättchen erfahren noch während des Sprossungsaktes eine Vergrößerung; es darf daher auch nicht verwundern, wenn man während des Sprossungsaktes noch Phäosomen in den Weichkörpern antrifft; sie sind immer nach der Baustelle hin verschoben, wenn sie ihr auch meist nicht direkt anlagern. Bei den fertig gebildeten Tochterschalen liegen die Phäosomen sogar hinter dem Kern des Tochterindividuums (cf. Taf. V, Fig. 12 und 13), also an der Stelle, wo zuletzt gebaut wurde, denn hier muss die Öffnung des Wachsthumstrichters zum Verschluss gebracht worden sein. Eine ähnliche Stellung zeigen sie sonst niemals. Die Zahl der gebildeten Reserveplättchen richtet sich nur im Großen und Ganzen nach dem Umfang, welchen die Tochterschale annehmen soll. Gelegentlich bleiben unverwendete Plättchen nach Fertigstellung des Tochtergehäuses zurück (Taf. V, Fig. 13 *Pl*), zuweilen reicht die vorhandene Zahl der Plättchen zur vollständigen Deckung der Schale nicht aus; der hintere Theil der Schale bleibt dann offen, oder die offene Stelle wird durch Kittmasse ohne Plättchen ausgefüllt; es entstehen Nacktstellen (cf. p. 81, Taf. V, Fig. 13 *Nst*). Eben so wenig scheint die Menge der erzeugten Kittmasse zur Herstellung einer neuen Tochterschale oder das Mengenverhältnis von Kittsubstanz und Plättchen bestimmt zu sein; ist zu wenig Kittmasse da, dabei aber die Anzahl der Plättchen ausreichend, so werden die hornartigen Schalenenden entstehen, auf denen oft die Schalenplättchen dornartig abstehen, weil nicht Kittmasse genug da war, sie mit ihrer Breitseite aufzunehmen (Taf. V, Fig. 7 Pl_A); stand mehr Kittmasse zur Verfügung als Plättchen, um sie zu decken, so treten Nacktstellen auf etc.

Wie durch diese Verhältnisse das Schalengefüge des Sprösslings beeinflusst und dem der Mutter in ziemlich weiten Grenzen ungleich ausgestaltet werden kann, so weicht auch die Schalenform des Sprösslings gelegentlich nicht unerheblich von derjenigen der Mutterschale

ab. So ist in Fig. 7 das in Anlage begriffene Tochtergehäuse schmäler, in Fig. 8 aber breiter als das Muttergehäuse, in Fig. 13 enthält das Muttergehäuse am hinteren Ende eine Nacktstelle, während die Tochterschale einer solchen entbehrt; auch in Fig. 12 sind die Schalendimensionen keine gleichen. Keins der abgebildeten Sprossungsexemplare zeigt in Tochter- und Mutterschale genau dieselben Größen- und Gefügeverhältnisse, man wird daher den Satz aufstellen dürfen: Die während des Sprossungsaktes der Testaceen aufgebauten Tochterschalen sind den Mutterschalen nicht kongruent, sondern nur in gewissen, gar nicht einmal besonders engen Grenzen, ähnlich. Dieser Satz ist für Cyphoderia bewiesen; die Schalenvariationen anderer Species deuten aber auf dasselbe Gesetz hin.

Von dem Kern und seinem Verhalten während der Sprossung war schon früher die Rede. Die Plasmazonen erleiden während des Sprossungsvorganges augenscheinlich starke Verschiebungen, was schon aus der Anwesenheit von Phäosomen hinter dem Kern des Tochterindividuums hervorgeht, aber auch durch die in sehr verschiedener Lagerung befindlichen Nahrungskörper bewiesen wird.

Der allmähliche Schalenaufbau der Cyphoderia hängt wohl damit zusammen, dass die Sarkode sich nicht wie bei Euglypha mit einem Male auf ihr doppeltes Volumen aufzublähen und die Tochterschale hierdurch in toto anzulegen vermag.

Eben aus dem Sprossungsakte hervorgegangene Thiere zeichnen sich vor älteren dadurch aus, dass sie nur ganz wenige oder gar keine Phäosomen und Reserveplättchen enthalten; auch die Exkretkörnchen scheinen zu fehlen oder sind nur zu wenigen vorhanden; wo sie hingekommen sind, weiß ich nicht. Der Weichkörper füllt die Schale nur halb aus; der Kern ist klein und enthält meist eine größere Zahl von Binnenkörpern.

e. Die Konjugation von Cyphoderia und der Testaceen im Allgemeinen.

Dass bei den Testaceen wirkliche Konjugationszustände vorkommen, ist schon vielfach früher vermuthet worden. Blochmann hat wohl den ersten, thatsächlichen Beweis einer Konjugation dadurch beigebracht, dass er sechs bis zehn einzelne Euglyphen in den hängenden Tropfen brachte und beobachtete. »Die etwa auftretenden Konjugationspaare wurden herausgenommen und zur weiteren Beobachtung in einem anderen Tropfen isolirt.« Die Konjugationspaare trennten sich dann wieder, ohne dass Veränderungen

in ihnen wahrgenommen wurden. Auch verhielten sich die losgelösten Thiere verschieden, theils theilten sie sich normal, theils encystirten sie sich wie gewöhnliche Individuen. VERWORN trennte mit ihren Schalenmündungen an einander liegende Thiere künstlich von einander und beobachtete hierauf, wie sich die gewaltsam aus einander gerissenen Thiere wieder vereinigten.

VERWORN hat nun in den Konjugationsexemplaren eigenthümliche kleine Gebilde vorgefunden, denen er bei dem Konjugationsakte die Bedeutung und Funktion der Mikronuclei von Infusorien zuschreiben zu dürfen glaubt. Ich besitze eine größere Zahl von Konjugationsexemplaren sehr verschiedener Testaceenspecies, und anfänglich glaubte ich auch hier und da in einzelnen Exemplaren kleine Körperchen, allerdings von anderer Form als die von VERWORN beobachteten, für die VERWORN'schen Mikronuclei halten zu dürfen. Es stellte sich dann aber — entweder durch die Methylgrün-Eosinfärbung oder durch Vergleich mit den Inhaltsmassen des äußeren, umgebenden Mediums, aus welchem die Thiere genommen waren, oder schließlich durch Vergleich mit anderen nicht in Konjugation befindlichen Thieren — heraus, dass die in meinen Präparaten vorgefundenen Körperchen nichts Anderes als von außen aufgenommene Fremdkörper waren; zweifelhaft bin ich nur über die Bedeutung der am Schlusse dieses Kapitels beschriebenen kleinsten Gebilde ohne bestimmte Struktur geblieben. In den meisten meiner Konjugationsexemplare fehlen derartige Körperchen, welche zu einer Verwechslung mit Mikronuclei Anlass geben könnten, gänzlich; die Fremdkörper sind in solchen Exemplaren oft so groß, dass ihre Natur nicht verkannt werden kann. Ein Konjugationsexemplar einer großen Centropyxis-Art habe ich in sehr dünne Schnitte zerlegt, ich konnte aber auch auf diesen Schnitten nichts Mikronucleusartiges auffinden. Ich glaube daher, dass sich VERWORN in seiner Auslegung geirrt hat, und dass die verkannten Gebilde Nahrungskörperchen, den Zeichnungen nach vielleicht kleine Algen gewesen sind. Die Thatsache, dass sich die Kerne der Testaceen karyokinetisch theilen (SCHEWIAKOFF [12a], BLANC [1]), macht es ohnedies, wie ich glaube, nicht wahrscheinlich, dass sich neben dem Nucleus der Testaceen noch ein Mikronucleus finden wird.

Die inneren sich während der Konjugation der Testaceen abspielenden Vorgänge sind also bislang immer noch in ungelichtetes Dunkel gehüllt, vielleicht werden die nachfolgenden Mittheilungen zur Klärung der Verhältnisse etwas beitragen können.

Zwei Konjugationspaare, die ich von **Cyphoderia** besitze (Taf. V, Fig. 4—5), sind beide aus einem alten Thier und einem jungen eben aus der Knospung hervorgegangenen Thier zusammengesetzt. Hierüber kann nicht der geringste Zweifel obwalten. Die mit *I* bezeichneten Thiere sind die alten, sie sind kenntlich durch die Größe des Kerns, den dichten Gürtel von Phäosomen, welcher sich vor dem Kerne befindet, und die große Zahl von Exkretkörnchen, welche den Haupttheil des Kernes umlagern und in dem einen Exemplar nicht recht erkennen lassen, ob Binnenkörper in dem Kern vorhanden sind oder nicht. In Fig. 4 sieht man einzelne Binnenkörper im Kerne des alten Thieres. Die Schalen dieser alten Thiere erscheinen um eine Nüance dunkler, als diejenigen der ihnen angelagerten jungen Thiere. Die letzteren, in den Figuren mit *II* bezeichnet, offenbaren ihr jugendliches Alter durch ihre geringe Kerngröße und den Mangel, bez. die Spärlichkeit an Phäosomen und Exkretkörnchen (cf. p. 71). Beachtenswerth erscheint mir außerdem, dass die alten Thiere ihre Schale in viel höherem Grade ausfüllen als die angelagerten jungen Thiere. Die geringe Menge der in den letzteren enthaltenen Sarkode ist wohl ein beredtes Zeugnis dafür, dass die angelagerten Thiere erst ganz kurze Zeit aus einem Knospungsakte entsprungen sind; in den abgebildeten Stadien hat ein Sarkodeaustausch, falls ein solcher in späteren Stadien eintreten sollte, jedenfalls noch nicht stattgefunden. Der auffallende Kontrast in der Größe der Kerne beider Thiere schließt es vollkommen aus, dass hier eine Verwechslung durch einen Sprossungsakt mit einander verbundener Thiere zu befürchten sei.

Die abgebildeten Konjugationsexemplare sagen also aus, dass bei der von mir geprüften Konjugation von **Cyphoderia** ein eben aus der Knospung hervorgegangenes Thier mit einem älteren Thier zusammentritt, das längere Zeit kein Tochterthier hat hervorknospen lassen, oder, da mit dem Knospungsakte eine Kerntheilung verbunden ist, dass ein Thier mit längerer Zeit nicht getheiltem Kern sich mit einem Thier vereinigt, das einen eben erst getheilten Kern enthält. Ob die Theilung des jüngeren Thieres eine gewöhnliche Theilung des Knospungsaktes war, oder ob sie nach dem von Blochmann beobachteten Vorgange statt hatte[1], ob sie schließlich eine Äquations- oder Reduktionstheilung war, dafür ergeben sich aus meinen Präparaten keine Anhaltspunkte. Immerhin erscheint mir der Hinweis von Interesse, dass auch bei der Konjugation der

[1] Blochmann (2) beobachtete bei **Euglypha** Aufbau einer Tochterschale mit Kerntheilung, dann Abstoßung der Tochterschale und des einen Theilkernes.

Testaceen eine dem Konjugationsakte direkt vorhergehende Kerntheilung eine Rolle spielt; mir scheint dadurch der Konjugationsprocess den Erscheinungen erheblich näher gerückt, die wir bei den Konjugationen der Infusorien und der Geschlechtszellen von Metazoen auftreten sehen. Es wäre auch leicht, Vermuthungen über die weiteren Vorgänge aufzustellen, etwa zu muthmaßen, dass der Kern des älteren Thieres sich nachträglich auch theilt und dann seine eine Kernhälfte sich mit dem bereits vor der Konjugation getheilten Kern des angelagerten Thieres vereinigt; aber Belege für solche Vorgänge fehlen noch gänzlich.

Auch bei einer zur Gruppe der Difflugia pyriformis Perty gehörigen Testacee, die ich im Anhang als Difflugia asterisca nov. sp. (Taf. IV, Fig. 14) beschreiben werde, und bei Difflugia pyriformis Perty selbst (Taf. IV, Fig. 15), sind die Kerne der beiden Konjuganten sehr verschieden groß. Es scheint auch hier ein Thier mit einem eben getheilten Kern sich mit einem solchen zusammengelagert zu haben, das längere Zeit hindurch eine Kerntheilung nicht durchgemacht hat.

Trotz dieser neuen Belege aus einer anderen Testaceengruppe wäre es aber verfehlt, wenn man bei allen Testaceen die Konjugation immer nach demselben Schema vor sich gehend denken wollte. Man wird wohl ohne Weiteres annehmen dürfen, dass zwar das Grundprincip bei den Konjugationsvorgängen der Testaceen überall dasselbe ist, dass z. B. vielleicht immer die Vereinigung eben getheilter Kerne dabei stattfindet. Als Variationen könnten dann aber folgende Vorgänge auftreten: 1) Zwei Thiere mit alten Kernen vereinigen sich und eine beiderseitige Kerntheilung findet erst während der Vereinigung statt, der Kerntheilung folgt eine wechselseitige Vereinigung der Kernhälften, welche vielleicht mit dem Aufbau von Tochterindividuen verbunden ist. 2) Die Kerne der beiden zur Konjugation zusammengetretenen Thiere haben sich kurz vor der Konjugation bereits getheilt, und vereinigen sich während der Konjugation zu einem Kerne; vielleicht kann der von Blochmann geschilderte Fall, dass zwei Thiere zusammen nur ein Gehäuse aufbauen, in dieser Richtung eine Deutung erfahren. Die dritte Variationsmöglichkeit wäre dann im Verhalten der Cyphoderia gegeben. Der Kern des einen Thieres hat sich soeben getheilt, der Kern des anderen muss sich erst noch theilen.

Ich habe mich auf vorstehende Spekulation nur desshalb eingelassen, weil ich von Difflugia globulosa Dujard. Konjuga-

tionsexemplare besitze, deren Kerne in beiden Thieren gleich groß sind; und weil hierdurch einerseits belegt ist, dass der Konjugationsakt nicht bei allen Arten nach demselben Schema verläuft, andererseits aber hieraus nicht geschlossen werden darf, dass der Konjugationsakt nicht auch bei diesen Thieren mit Kerntheilungsvorgängen in irgend welcher Weise verknüpft sein könnte.

Besondere Aufmerksamkeit verdient das in Fig. 21, Taf. IV abgebildete Konjugationsexemplar dieser Difflugie, weil hier der Kern des einen Thieres im Begriffe steht in das andere überzutreten. Auch bei dem von mir geschnittenen Konjugationsexemplar der großen Centropyxis ist der Kern des einen Thieres aus dessen Schale herausgetreten und hat sich dem Kern des anderen Thieres genähert[1]. In einem Exemplar der Difflugia pyriformis Perty (Taf. IV, Fig. 17), welcher auch das Konjugationsexemplar Fig. 15 angehört, habe ich zwei kleine Kerne vorgefunden, obgleich die Form seit meinen dreijährigen Beobachtungen sonst stets einkernig war. Vielleicht ist der zweite Kern während des Konjugationsaktes in das Thier hineingeschoben worden, und vielleicht wären beide Kerne später mit einander verschmolzen.

Die Komplikationen, welche sich bei der Konjugation der Testaceen einstellen können, sind aber in dem bereits Mitgetheilten noch keineswegs erschöpft; einestheils habe ich gelegentlich drei Thiere an einander gelagert gefunden (bei einer zur Gruppe Difflugia pyriformis gehörigen Species), über deren Kernverhältnisse ich allerdings keine Auskunft geben kann, da die Thiere lebend beobachtet wurden und sich bald trennten; anderntheils tritt bei einigen Testaceen gelegentlich Encystirung konjugirter Exemplare ein. Den ein-

---

[1] Als Konjugationsexemplare ließen sich die letzterwähnten Thiere (Fig. 21) durch ihre dunkle Schalenfärbung erkennen, welche bei dem Knospungsakt nur eins der Thiere, nie aber beide, auszeichnen kann. Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass auch in alten Schalen Thiere mit eben getheilten Kernen vorkommen; eins der Thiere behält ja bei der Knospung die alte Schale; die Schale kann also zur Bestimmung der seit der letzten Kerntheilung verflossenen Zeit nicht unbedingt maßgebend sein; sie ist nur dann maßgebend, wenn sie aus stichhaltigen Gründen als sehr jung konstatirt werden kann, denn dann kann die Kerntheilung nicht lange vor der Zeit der Beobachtung der jungen Schale gelegen haben. Alte Schalen lassen keinen Schluss auf das Alter der in ihren Trägern enthaltenen Kerne zu. Dass bei meinen Cyphoderiakonjuganten die Schale der Thiere mit eben getheilten Kernen sich zugleich durch ihr helles Kolorit als junge Schalen kund gaben, mag bloßer Zufall gewesen sein, und ich habe ja auch keineswegs das Kriterium der kurz voraufgegangenen Kerntheilung auf das Aussehen der Schalen basirt.

fachsten Fall dieser Art habe ich in Fig. 20 wiedergegeben, die beiden Thiere (Difflugia bacillifera Penard) haben sich mit ihren Mündungen an einander gelagert und eine stark färbbare Membran zwischen sich abgeschieden, so dass diese Membran Wohnraum und Weichkörper beider Gehäuse vollständig von einander trennt. Die Kerne in beiden Thieren zeigen den gleichen Durchmesser. Ob es sich hier um eine wirkliche Konjugation handelt, mag zweifelhaft erscheinen, da eine Vereinigung der Weichkörper in diesem Präparat nicht nur nicht im Gange ist, sondern sogar durch die scheidende Membran unmöglich gemacht zu sein scheint. Ich vermuthe aber, dass der Konjugationsakt der Thiere später, nach Sprengung der scheidenden Membran, welche die Aufgabe einer Cystenmembran versieht — doch noch stattgefunden hätte; diese Vermuthung ist auf ein Präparat von Difflugia elegans Penard aus dem Titimoor gegründet. Über die Eigenheiten der Cysten dieser Difflugie ist p. 44 das Nöthige mitgetheilt worden. Das encystirte Konjugatenpaar (Fig. 19) lässt nun in beiden Thieren alle wesentlichen, zu einer Cyste gehörenden Bestandtheile erkennen. Die den hinteren Theil abschließende Membran *M* ist aber von den Thieren durchbrochen worden und ihre Weichkörper haben sich vereinigt; es ist also nach einer beiderseitigen Encystirung eine Konjugation eingetreten.

Um mit meinen eigenen, die Konjugation betreffenden Beobachtungen zu schließen, mag hier noch auf das von mir bereits an einem anderen Orte (10b) beschriebene Vierlingsexemplar von Difflugia elegans Pen. (Taf. V, Fig. 16) hingewiesen werden. Es handelt sich zwar hier um eine leere ausgestorbene Schale, in der einen *A* lässt sich aber der Überrest einer Cyste *C* deutlich wahrnehmen, so dass die Vorgeschichte des Exemplars wohl folgende war, ein aus dem encystirten Zustand erwachtes Individuum ist mit einem nicht encystirt gewesenen[1] in Konjugation getreten, und beide standen im Begriffe gemeinsam zwei Tochtergehäuse aufzubauen, als sie aus irgend welchem Grunde abstarben. Ganz eigenthümliche Doppelexemplare, welche gleichfalls wohl durch Konjugation gemeinsam bauender Thiere entstanden sind, habe ich verhältnismäßig häufig bei Pontigulasia spiralis nov. gen. nov. spec. (Taf. IV, Fig. 6—8) aufgefunden. Die Gehäuse haften nicht bloß äußerlich zusammen, sondern sie umschließen einen gemeinsamen Hohlraum.

Wenn man zu den angeführten Fällen noch die Beobachtung

---

[1] Es fehlt bei diesem Individuum jede Chitintapete.

Blochmann's hinzunimmt, wo zwei konjugirte Euglyphen gemeinsam ein drittes aber größeres Individuum durch Vereinigung ihrer Zellleiber erzeugten, und jedenfalls auch durch Vereinigung ihrer Kerne, denn es war in dem erzeugten Individuum bloß ein Kern nachweisbar, und last not least die Beobachtungen Bütschli's in Rücksicht zieht, — bei zweien von drei konjugirten Arcellen traten nach Lösung der Konjugation amöbenartige Wesen, nach Bütschli vielleicht Arcellasprösslinge, in größerer Zahl aus; so wird man schon jetzt sagen dürfen, dass der Konjugationsvorgang der Testaceen in seinem Verlaufe bei den verschiedenen Species sogar recht großen Variationen unterworfen ist; in wie weit sich solche Variationen bei ein und derselben Species finden, muss dahingestellt bleiben, nach meinen Erfahrungen vermuthe ich, dass sie sich hier in ziemlich engen Grenzen bewegen.

Zusammenfassung. Nach meinen Beobachtungen an Cyphoderia ist erwiesen, dass bei der Konjugation dieser Testacee öfters ein Thier mit eben getheiltem Kern sich mit einem Thier vereinigt, dessen Kern sich längere Zeit hindurch nicht getheilt hat; ob sich Cyphoderia bei der Konjugation immer in derselben Weise verhält, kann aus der geringen Zahl der von mir beobachteten Konjugationsexemplare allerdings nicht geschlossen werden. Eine gegenseitige Annäherung der Kerne während des Konjugationsaktes ist durch mich für Centropyxis aculeata (Ehrenb.) und Difflugia globulosa Duj. ebenfalls (Taf. IV, Fig. 21) konstatirt. Die Anwesenheit zweier Kerne bei der sonst stets einkernigen Difflugia pyriformis ist vielleicht auf die Einfuhr eines Kernes während des Konjugationsaktes zurückzuführen. Eine Verschmelzung von Kernen ist durch die Beobachtung Blochmann's wahrscheinlich geworden, leider kann aber der betreffende Fall für die vorgenannten nicht maßgebend sein, weil weder in jedem Falle bei Euglypha, nach den Mittheilungen Blochmann's noch bei den vorgenannten, auf andere Testaceenspecies bezüglichen Fällen das Resultat der Konjugation ein gleiches ist, nämlich die Entstehung eines einzelnen größeren Thieres aus der Vereinigung der beiden Konjugaten. Ein abschließendes Urtheil kann demnach über die Konjugation der Testaceen bis zur Stunde noch nicht gefällt werden, wenn auch die Vermuthung, dass dabei eine Verschmelzung von kurz vorher getheilten Kernhälften vor sich geht — eine Vermuthung, welche diese Vorgänge mit der Konjugation sonstiger Organismen in Parallele brächte — bis jetzt nirgends, so weit ich sehen kann, auf ein Hindernis in dem Thatsachenmaterial

stoßen würde; denn auch vor oder nach der Encystirung kann bei denjenigen Exemplaren, wo Encystirung den Konjugationsakt komplicirt, eine Kerntheilung stattfinden oder stattgefunden haben. Auf die Konjugation folgt bei Euglypha nach Blochmann's Untersuchungen bald Encystirung bald Fortpflanzung durch Knospung, nach Bütschli bei Arcella eventuell eine Vermehrung durch innere Sprösslingsbildung. Meine Konjugationsexemplare von Cyphoderia stammten alle drei aus einer Grundprobe, welche am 19. December 1893 aus der Kultur aufgenommen worden war, spätere Grundproben brachten keine Konjugationsexemplare; am 30. Januar 1894 traten dann die im vorigen Beitrage geschilderten Knospungspaare auf; doch liegen die beiden Zeiträume wohl zu weit aus einander, um die Knospung als erstmalige Folge des früheren Konjugationsaktes ansehen zu dürfen, wie sich denn auch in Präparaten vom 21. December 1893 und 12. Januar 1894 schon Einzelindividuen finden, welche durch die bekannten Eigenthümlichkeiten auf ihre jugendliche Existenz schließen ließen.

Wenn ich im Vorstehenden für die Wahrscheinlichkeit eingetreten bin, dass die Konjugation der Testaceen mit einer zu sehr verschiedenen Zeiten auftretenden Vereinigung frisch getheilter Kerne verbunden ist, und dass hierbei keine besonders konstituirten Mikronuclei auftreten, wie Verworn meinte, so kann ich doch nicht unterlassen auf einige Besonderheiten meiner Konjugationsexemplare von Cyphoderia aufmerksam zu machen. Es finden sich nämlich an verschiedenen Stellen des Protoplasmakörpers kleine roth gefärbte Gebilde von unbestimmter Gestalt und Größe, welche ihrer Färbungsintensität nach etwa den Binnenkörpern innerhalb des Kernes entsprechen. Diese Gebilde sind in den Präparaten erst jetzt, nachdem dieselben über ein Jahr gelegen haben und mehrere Tage im Sonnenlicht gebleicht worden sind, erkennbar hervorgetreten. Sie machen den Eindruck von weichen, zähflüssigen Substanzquantitäten, die sich vielleicht in den Kanten der Protoplasmawaben mehr oder weniger zu kleinen Kugeln kontrahirt oder aber auch in mehreren an einander stoßenden Wabenlagen verbreitet haben, so dass parallele oder gerade Reihen (Taf. V, Fig. 5) durch sie formirt worden sind, welche voraussichtlich den zusammenhängenden Wabenreihen des Protoplasmas entsprechen. Man könnte diese fraglichen Gebilde für ausgestoßene Chromatin- oder Binnenkörpermassen halten, und in einem Austausch dieser Massen die Bedeutung des Konjugationsaktes suchen zu müssen glauben. Eine solche Anschauung hat

einige Berechtigung, bei den Gregarinen findet z. B. während der Konjugation eine Vereinigung frisch getheilter Kerne sicher nicht statt, so dass die Beeinflussung der Kerne, die man während des Konjugationsaktes doch wohl nach Analogieschlüssen auch für die Gregarinen erwarten darf, auf eine andere als die von mir vermuthete Weise geschehen muss. Die Kleinheit der soeben erwähnten Gebilde würde es verständlich erscheinen lassen, warum die Austauschvorgänge der Kernsubstanzen bisher im Dunkeln geblieben sind. Falls sich auch in der Folgezeit gegen alles Erwarten eine Kernkopulation als Begleiterscheinung der Testaceenkonjugationen nicht nachweisen lassen sollte, so würde ich für angemessen halten, nach jenen kleinen Gebilden auch bei anderen Species zu suchen. Vielleicht stellen die in Fig. 19 mit ? bezeichneten Körperchen in den konjugirten Cysten von Difflugia elegans Ähnliches dar. Sie werden bei ihrer Kleinheit und wegen des Mangels einer bestimmten Struktur — letzterer verbietet ihre Koordination mit der von VERWORN für Mikronuclei gehaltenen Gebilden — sich nur schwer nachweisen lassen. Vorläufig halte ich sie für eine Masse, welche dazu bestimmt ist, sich zwischen den Mündungen der beiden Konjugaten als zusammenhaltender Kitt zu lagern. Die an den Mündungsrändern des Konjugationsexemplars zum Zusammenhalt derselben (Taf. V, Fig. 5 *rK*) ausgeschiedene Kittsubstanz hat nämlich dieselbe Intensität der Eosinfärbung wie diejenige der fraglichen Körperchen angenommen, und wenn die Färbungsintensität als Zugehörigkeitsattest verwendet werden soll, so hat die Kittmasse *rK* bei meinen Präparaten dasselbe Recht wie die Binnenkörper mit den fraglichen Substanzen in Zusammenhang gesetzt zu werden. Bei dem Exemplar Fig. 4 hat eine Abscheidung von Kittmasse an den Mündungsrändern überhaupt noch nicht stattgefunden; die fraglichen Substanztheilchen scheinen hier auch etwas reichlicher.

V.

Zur Mechanik und Phylogenie des Schalenaufbaues der Testaceen.

a. Das Zustandekommen des dichten Schalengefüges.

Ich habe schon in Nr. I dieser Beiträge (10b) zu zeigen versucht, dass das Gefüge des Tochtergehäuses von Difflugia elegans Penard[1]

[1] Von mir früher, dem damaligen wissenschaftlichen Standpunkt entsprechend, zu Difflugia acuminata Ehrenb. gerechnet. Neuerdings von PENARD aber richtig von ihr abgetrennt.

durch rein mechanische Vorgänge zu Stande kommt. Das extrathalam aufgespeicherte Baumaterial dieser Difflugie wird während des Sprossungsvorganges auf der ihm als Unterlage dienenden Kittmasse (= innere Deckschicht), welche die Formgestaltung des Muttergehäuses annimmt, gegen das äußere Wasser hin vorgestoßen. Dabei werden die einzelnen Bausteinchen durch den Reibungswiderstand des Wassers und durch die inneren Strömungen der Sarkode (Genaueres cf. loc. cit. p. 521) aus ihrer Anfangs radiär gerichteten Lagerung mit ihrer ganzen Breitseite in die Kittmasse eingelagert, während sie vorher nur mit einer Kante oder mit einer Spitze in derselben eingesenkt waren. Da die Kittmasse eine große Adhäsion zu den Steinchen haben muss — denn sonst könnte sie die Steinchen nicht zusammenhalten —, so werden Steinchen mit breiterer Fläche stärker an sie herangezogen als solche mit kleinerer Fläche. Wo daher bei der Umlagerung größere und kleinere Steinchen mit einander in Konflikt gerathen, werden Steinchen mit größeren Flächen die kleineren Steinchen so lange verschieben, bis sie selbst für ihre breitere Fläche Platz gefunden haben, zumal die kleineren Steinchen durch geringeren Reibungswiderstand (im Wasser und auf der Kittmasse) leichter zu weichen vermögen als die größeren Steinchen. Selbstverständlich müssen dabei noch besondere Fälle berücksichtigt werden, so wird es z. B. vorkommen können, dass mehrere kleinere Steinchen, wenn sie von allen Seiten durch größere bedrängt werden, sich gemeinsam wie größere verhalten, und nun Steinchen zum Weichen bringen, deren Andrängen sie allein nicht gewachsen gewesen wären etc. etc. Die Größe des Tochtergehäuses braucht sich bei diesen Vorgängen keineswegs genau nach der Menge der aufgespeicherten Bausteinchen zu richten. Sind mehr Bausteinchen vorhanden als die Fläche des Tochtergehäuses zu fassen vermag, so werden nicht alle Steinchen zur vollkommenen Einlagerung ihrer Breitseite in die Grundmasse gelangen, sondern manche werden noch schräg in der Kittmasse eingesenkt bleiben; das Tochtergehäuse wird an einzelnen Stellen oder auch in seinem ganzen Umfange rauh und grobsandig erscheinen. Reicht dagegen die Zahl der aufgespeicherten Steinchen zur Herstellung der Wand eines Tochtergehäuses nicht aus, so legen sich die Steinchen nur stellenweise in dichtem Gefüge an einander, während an anderen Stellen die Gehäusegrundmasse frei zu Tage tritt und vorläufig wenigstens jeder sekundären Auflagerung entbehrt. Ich bezeichne derartige, von sekundären Auflagerungen entblößten Stellen in dem Schalengefüge

als »Nacktstellen«, sie kommen bei allen sandigschaligen Testaceen vor, wenn sie hier auch gelegentlich sekundär von Pseudoquarzen (cf. p. 98 u. 99) verdeckt werden, sie fehlen auch den aus Kieselstäbchen bestehenden Schalen eben so wenig, wie den aus einzelnen kleinen Chitinplättchen zusammengesetzten Cyphoderia-Schalen. Der vordere des Plättchenbelages entbehrende Schalentheil (Taf. V, Fig. 2) stellt eine solche sehr ausgedehnte Nacktstelle dar, kleinere Nacktstellen finden sich oft am hinteren Ende der Schale. Man vergleiche z. B. Taf. V, Fig. 13 *Nst*, welche zugleich beweist, dass Tochter- und Mutterschale sich in dieser Beziehung ganz ungleich verhalten können, die Tochterschale kann eine Nacktstelle haben, ohne dass die Mutterschale eine solche gehabt zu haben braucht, oder umgekehrt.

Das Zustandekommen dieser Nacktstellen ist auffällig; man hätte wohl eher eine gleichmäßige Vertheilung der Bausteinchen innerhalb der Gehäusegrundmasse erwartet, so dass also die Bausteinchen in einem breitmaschigen Netz von Grundmasse eingelagert gewesen wären, vielleicht nicht aber vermuthet, dass sie an einzelnen Schalenstellen in enger Aneinanderlagerung ein regelrechtes Mauerwerk bilden, an anderen Stellen dagegen gänzlich fehlen würden.

Für Difflugia elegans Penard mit ihrer extrathalamen Aufspeicherung des Baumaterials ist jedoch das Auftreten der Nacktstellen leicht zu erklären. Beim Aufblähen der zum Tochtergehäuse bestimmten Kittgrundsubstanz wird die Kittgrundsubstanz ein Größenstadium durchlaufen, welchem die vorhandenen Bausteinchen zur Herstellung eines lückenlosen Mauerwerks genügen. Wenn dann der aus der Mutterschale hervorgetretene Sarkodeballen weiter anschwillt, werden sich nicht alle Mauersteinchen wieder von einander lösen, — denn zwischen den Steinchen sind kapillare Räume vorhanden, in welchen die noch flüssige Kittgrundmasse, die Steinchen fest zusammenhaltend, emporsteigen muss[1] — sondern es wird nur da ein Bersten des Mauerwerks erfolgen, wo den jeweils gegebenen Verhältnissen nach gerade die am wenigsten wirksamen kapillaren Räume liegen[2]. Ist an der Stelle minimaler Kapillarattraktion erst ein Reißen des Mauerwerks eingetreten, so

[1] cf. A. Wüllner, Experimentalphysik. Leipzig 1874. Bd. I. p. 301.

[2] Die Wirksamkeit der kapillaren Zwischenräume ist natürlich ganz von Gestalt und Größe der an einander liegenden Steinchen abhängig, kann also an verschiedenen Stellen des Gehäuses sehr verschieden sein, da die Steinchen ganz beliebige Gestalt haben können.

sind die anderweitigen Mauerstellen der Gefahr des Berstens enthoben. Denn mit der Entfernung der Rissränder nimmt die Kapillarattraktion derselben in gleichem Schritte ab und, wenn schon vor dem Reißen an der künftigen Bruchstelle die geringste Kapillarattraktion wirksam gewesen sein muss, so muss dies natürlich erst recht der Fall sein, wenn die Rissränder aus einander zu treten beginnen.

Diese gewiss einfache Erklärung des Zustandekommens des Mauergefüges und der eventuellen Nacktstellen im Gehäuse der extrathalam aufspeichernden Difflugia elegans hat aber zur Voraussetzung, dass die Kittgrundmasse nicht in so breiter Schicht vorhanden ist, dass sie die Steinchen vollständig und allseitig also auch auf ihrer nach außen gekehrten Breitseite umfließen kann; denn sobald die Steinchen in der Kittgrundmasse quasi »untergetaucht« lägen, könnten die kapillaren Spalträume nicht zur Wirkung kommen. Es stimmt mit dieser Voraussetzung die Erfahrungsthatsache, dass die Gehäusesteinchen der Difflugia elegans auf ihrer Außenfläche nackt zu Tage liegen. Bei dem neuen Genus Pontigulasia stellt die Kittgrundsubstanz nur eine äußerst dünne Lage dar, die nicht annähernd die Breite der aufgelagerten Bauelemente erreicht, wie der Schnitt Taf. IV, Fig. 12 zur Genüge zeigt. Ich glaube, dass bei allen Testaceenschalen mit engem Gefüge die Lage der Kittgrundmasse dünner sein muss, als die Breite der aufgelagerten Verstärkungsmittel — seien es Fremdkörper oder selbst abgeschiedene Substanzen. Wo die Verstärkungsmittel vollständig in die Kittgrundmasse eingetaucht lägen, da würde man mehrere Lagen derselben über einander und, wenn nicht, durch die Zahl zufällig zusammengedrängt, kein enges Gefüge zu erwarten haben. An einzelnen Stellen der Gehäusewand mögen unter besonderen Bedingungen aber solche Ausnahmezustände eintreten können — bei Lecquereusia spiralis sieht man öfters, namentlich an der Halskerbe mehrere Stäbchen über einander liegen, ich glaube, dass sich hier in Folge von Oberflächenspannungsgesetzen breitere Schichten von Kittmasse zusammengehäuft haben, so dass die Kittschichtlage dicker wurde als die Höhe der Stäbchen.

Wie kommt aber das ebenfalls eng gefügte Mauerwerk der Gehäuse von intrathalam aufspeichernden Testaceen zu Stande. Hier findet keine Umlagerung der Steinchen statt, welche die erste Erzeugung eines Gefüges erklären könnte und auch die Wirkung der kapillaren Spalträume könnte ausgeschlossen erscheinen, da man

auf den ersten Blick nicht einsieht, warum die Steinchen, Stäbchen oder Plättchen nicht allseits von der Kittmasse umgeben sein sollten, mit der sie doch gleichzeitig aus dem Inneren des mütterlichen Weichkörpers auf die Oberfläche der Knospe zu rücken scheinen.

Ich glaube, dass die Verstärkungsmittel auch bei intrathalamer Aufspeicherung nie in die Kittmasse selbst eingetaucht liegen, sondern immer der Oberfläche derselben von Anfang an aufgelagert sind. Die Oberflächenspannung der ausgeschiedenen Kittschicht kann ein solches Einsinken nämlich auch dann verhindern, wenn sonst die Masse der Kittschicht vollständig ausreichte die Verstärkungsmittel allseits zu umfließen — eben so etwa wie die Oberflächenschicht des Wassers den Wasserläufer (Hydrometra) zu tragen vermag, der im Inneren des Wassers zu Boden sinken würde.

Die Kittmasse muss hierbei ihre Entstehung nothwendig immer innerhalb der im Mutterkörper aufgespeicherten Festigungsmaterialien nehmen, ihre Außenfläche darf mit der Kittmasse nicht in Berührung kommen. Da diese nun in der Kernumgebung aufgespeichert werden, so wird das erste Auftreten der Kittmasse in der nächsten Nähe des Kerns zu suchen sein. Man vergleiche hierüber Litt. 10c, p. 508 und 509, wo ich schon für die Entstehung der Kittmasse in der unmittelbaren Umgebung des Kerns auf Grund anderer, hier nicht zu wiederholenden Beobachtungen eingetreten bin[1].

Setzt sich nun die Kittmasse von der Kernumgebung aus nach dem aus der Schalenmündung hervortretenden Protoplasmatropfen hin in Bewegung, so folgen die Plättchen, auf der Oberfläche des Kittschichtstromes schwimmend, dorthin, und treten als Decke auf die Oberfläche des Protoplasmatropfens, sobald der Kittschichtstrom sich hier ausgebreitet hat, bez. von den Strömungen des Plasmas dort ausgebreitet worden ist. Auch auf einer Flüssigkeit schwimmende Körper suchen sich nämlich unter geeigneten Vorbedingungen in Folge von Kapillarattraktion lückenlos an einander zu lagern, über oder unter einander können sie sich begreiflicher Weise nicht lagern, so lange sie die Oberflächenschicht der Flüssigkeit nicht durchbrochen haben, so lange sie also in die Flüssigkeit nicht vollständig eingetaucht sind. Streut

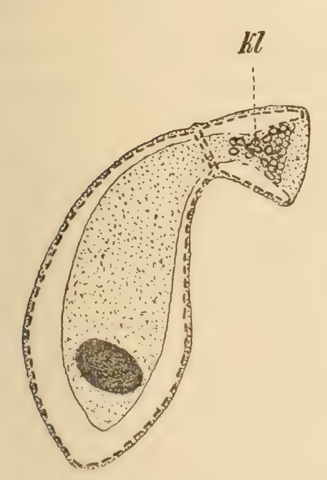
---

[1] Wenn bei ausgestorbenen Euglypha- und Trinema-Schalen oft der zurückgebliebene Kern unmittelbar von Plättchen eingehüllt erscheint (10c, p. 509), so sind hier die Plättchen jedenfalls von der um den Kern gelagerten, und durch die Berührung mit dem Wasser verdichteten Kittsubstanz an den Kern herangezogen worden.

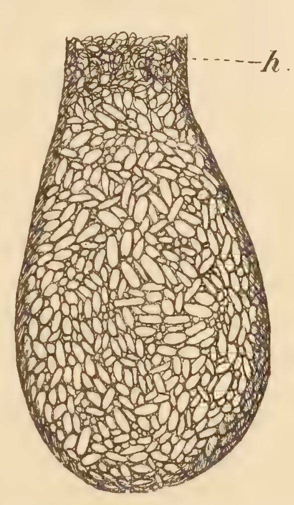
man z. B. feinste Sandkörnchen auf eine Wasseroberfläche, so schwimmen die Sandkörnchen auf der Oberfläche und gruppiren sich zu einem zusammenhängenden, aber nur bis zu einem gewissen Grade dichten, einschichtigen Sandhäutchen, wenn die einzelnen Sandkörnchen dicht genug aufgestreut wurden, um die kapillare Attraktion wachzurufen. Unter dem Mikroskop betrachtet, ist ein solches Sandhäutchen aber doch zu locker zusammengefügt, um direkt mit dem Gefüge einer Difflugienschale verglichen werden zu können. Die Kapillarkräfte zwischen Wasser und Sandkörnchen scheinen wohl stark genug von einander entfernt liegende Steinchen bis zur Berührung einzelner Kanten oder Ecken einander zu nähern, ihre Wirkung scheint aber nicht immer ausreichend, die Steinchen so lange zu verschieben, bis sie auf allen Seiten mit allen in der Oberflächenschicht der Flüssigkeit gelegenen Kanten mit einander in Kontakt getreten sind. Sehen wir uns daher nach Verhältnissen um, unter welchen diese höheren Einordnungsarbeiten geleistet werden können.

Auf keinen Fall ist das Zustandekommen der engen Gefüge an die Thätigkeit eines lebenden Organismus gebunden, wie folgendes Experiment zur Genüge beweisen dürfte. Schneidet man die Kalksäckchen, welche sich zu beiden Seiten der Wirbelsäule unserer Frösche befinden, an und saugt man dann ihren Inhalt, der mit zahlreichen, kleinen stäbchenförmigen Gipskryställchen angefüllt ist. mit Hilfe einer Kapillarröhre auf, so hat man nun in der Kapillarröhre ein Material, das bloß auf einen Objektträger gestrichen zu werden braucht, um ein Gefüge zu erzielen, das in Bezug auf Lückenlosigkeit und kunstvollem Aussehen auch nicht ein Jota hinter den Mauerwerken der Testaceen zurücksteht. Die in den Kalksäckchen vorhandene Flüssigkeit vertritt die Stelle der Kittgrundmasse. die Gipskryställchen spielen die Rolle der Bausteinchen, Stäbchen oder Plättchen. Die Zusammenordnung der einzelnen Stäbchen zu dem Gefüge beginnt am Rande des aufgestrichenen Tropfens; hier lagern sich, wie man unter dem Mikroskop sehr deutlich wahrnehmen kann, die einzelnen Stäbchen mit hastiger Eile lückenlos an einander, und sobald die Gipsstäbchen am Tropfenrande verbraucht sind, schießen aus dem Inneren des Tröpfchens neue Stäbchen, wie von irgend einem »Tropismus« geleitet, nach den Rändern hin, um sich in kürzester Zeit ebenfalls in das Gefüge einzuordnen. Die Stäbchen scheinen lebendig geworden zu sein. Wenn der Tropfen nicht zu dick aufgestrichen worden ist, erhält man ein einschichtiges Gefüge;

an der Stelle der ursprünglichen Tropfenmitte treten oft, wenn die Zahl der Stäbchen zur vollständigen Deckung der vom Tropfen eingenommenen Fläche nicht ausreicht, einige Nacktstellen auf, die ihrem Aussehen nach ganz dem Aussehen der Nacktstellen aus ähnlichen Stäbchen zusammengesetzter Testaceenschalen entsprechen. Wenn man anstatt des Aufstreichens auf einen Objektträger das Ende eines Glaswollfadens, das man durch Annäherung an ein brennendes Streichholz zu kolbiger Anschwellung gebracht hat, mit dem Kalksäckcheninhalt durch Eintauchen in denselben überzieht, so überdeckt sich sehr häufig der ganze Glasfadenkolben mit einem lückenlosen Stäbchengefüge ohne Nacktstellen. Man erhält eine geradezu klassische Nachbildung von gewissen Difflugienscha-



Textfig. 2. Aufbau eines Tochtergehäuses von Cyphoderia margaritacea. Kern schwarz, Körpersarkode punktirt, Schalenplättchen durch kleine Striche wiedergegeben. *kl*, kleeblattähnliche Plättchenaggregate an der Baustelle.



Textfig. 3. Einschichtiges, lückenloses Gefüge aus Gipskryställchen, durch Eintauchen eines kleinen Glaskölbchens in die Kalksäckchenflüssigkeit des Frosches künstlich dargestellt. Nur am Kolbenhalse (*h*) finden sich mehrere Schichten von Krystallen über einander gelagert. Mit der Oberhäuser'schen Kammer gezeichnet. Vergr. ca. 400.

len. Die Zusammenordnungsvorgänge konnte ich aber auf dem Glaskolben wegen technischer Schwierigkeiten nicht beobachten, auch ist hervorzuheben, dass sich um den Hals der Kolben (cf. die erwähnte, öfters beobachtete Mehrschichtigkeit der Stäbchenlage an der Halskerbe von Lecquereusia spiralis) meist mehrere Lagen von Stäbchen über einander legen (cf. Textfig. 3 *h*), so dass

nach dem Kolbenhals hin die Ähnlichkeit mit Difflugiengehäusen in der Regel mehr oder weniger aufhört[1].

Die physikalische Erklärung scheint mir folgende: am Rande des Tröpfchens verdunstet die Flüssigkeit, in welcher die Gipsstäbchen eingelagert sind, am raschesten. Die Flüssigkeitsschicht nimmt hier an Dicke schnell ab und wird bald dünner als die Stäbchen; die Stäbchen, die von der sinkenden Flüssigkeit nachgezogen werden, lagern sich in einer Schicht, weil die Flüssigkeit für mehrere Schichten hier nicht mehr die genügende Tiefe hat. Die zusammengedrängten Stäbchen werden in Folge der Kapillarattraktion in dichtester Berührung zusammengeschoben. Die dichte Berührung der Stäbchen giebt einem äußerst feinen kräftig wirkenden Kapillarsystem seine Entstehung, welches die randwärts verdunstete Flüssigkeit durch neuen Zuzug[2] von Flüssigkeit aus der Tropfenmitte zu ersetzen strebt. Mit diesem Flüssigkeitszuzug werden neue Stäbchen aus der Tröpfchenmitte randwärts verschwemmt und durch Kapillarattraktion in das Gefüge eingezwängt. Der Zuzug dauert bei fortwährender Verdunstung so lange an, bis die Flüssigkeit in der Tröpfchenmitte aufgebraucht ist; da nun aus der Mitte desshalb fortwährend Stäbchen fortgetrieben werden, so müssen gerade hier am leichtesten Nacktstellen entstehen können[3]. Bei den Glaskölbchen sammelt sich in Folge der für Flüssigkeiten geltenden Spannungsgesetze um den Hals der Kolben augenscheinlich eine besondere Menge von Kalksäckchensubstanz an, sie dient dann als Bezugsquelle, eben so wie beim ausgebreiteten Tropfen die Tropfenmitte, für die auf der Kolbenoberfläche verdunsteten und zusammengelagerten Substanzen.

Ersetzt man die Flüssigkeit der Kalksäckchen durch Gummi arabicum oder ein anderes Klebmittel, so gelingt der Versuch nicht, die Aneinanderlagerung der Gipsstäbchen ist dann nie eine vollkommene; eben so schlugen all meine Versuche zur Erhaltung eines dichten Mauergefüges mit Sandkörnchen und Gelatine und Leim-

---

[1] Die trocken gewordenen Präparate lassen sich in Kanadabalsam einschließen und so für spätere Demonstrationen aufbewahren.

[2] Der Zuzugstrom wird als Kapillarstrom nicht tiefer sein als die Stäbchen dick sind, zumal er sehr energisch fortgezogen wird.

[3] Wenn die zur Deckung der von dem Tropfen eingenommenen Fläche nothwendige Anzahl von Stäbchen nicht vorhanden war; bei einer Überzahl von Stäbchen werden dagegen hier gerade mehrere Schichten auftreten (von mir gelegentlich beobachtet), weil der kapillare randwärts gerichtete Strom nur stets eine Plättchenlage mitnehmen kann, und Überschüsse nur da zurückbleiben können, wo vor dem Eintrocknen die dickste Flüssigkeitsschicht vorhanden war.

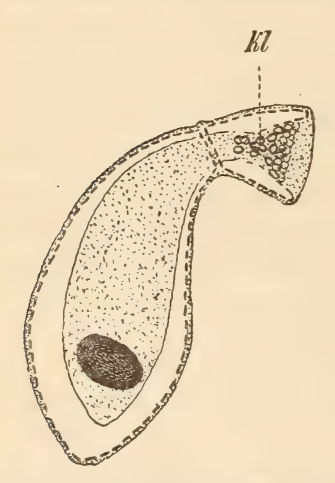
lösungen fehl. Es müssen also ganz bestimmte Vorbedingungen bei der Entstehung enger Gefüge erfüllt sein.

Als bestimmende Faktoren werden hierbei in Frage kommen: 1) Die zwischen den Stäbchen und der Kittmasse herrschende Adhäsion; von ihr hängt die Kraft der Kapillarwirkungen, also der Kapillarattraktion und zum Theil auch des kapillaren Zuzugsstromes aus der Tröpfchenmitte ab. 2) Die Erstarrungs- bez. Verdunstungsgeschwindigkeit der Kittmasse, und die dabei eintretende Kontraktion der Kittmasse, je schneller sie erstarrt, desto rascher werden die kapillaren Räume am Rande wieder wirksam, denn bei ihrer Eintrocknung wird die Kittmasse schrittweise kleinere Räume einnehmen und desshalb im gleichen Schritte wirksame Partien der kapillaren Zwischenräume wieder frei geben. 3) Das Verhältnis zwischen specifischem Gewicht der Stäbchen und demjenigen der Kittmasse. Je ähnlicher beide sind, desto leichter werden sich die Stäbchen bewegen lassen, und desto geringere Arbeit werden sie zu ihrer Aneinanderlagerung verlangen.

Das specifische Gewicht der Gipsstäbchen und der Flüssigkeit, in welche sie innerhalb der Kalksäckchen eingelagert sind, ist nahezu gleich. Es geht dies schon aus der Thatsache hervor, dass sich die Stäbchen innerhalb der Kalksäckchen meist in Molekularbewegungen befinden. Die Kittmasse der Testaceen verräth durch ihr stärkeres Lichtbrechungsvermögen, dass ihr wohl ganz allgemein eine größere Dichtigkeit, jedenfalls also auch ein größeres specifisches Gewicht zukommt als dem Protoplasma. Das specifische Gewicht des Protoplasmas darf als größer als 1 angenonmmen werden (cf. VERWORN, 17 b, p. 101). Jedenfalls ist das specifische Gewicht der Kittmasse hiernach nicht unerheblich größer als 1; ob es jedoch dem specifischen Gewicht des oft als Bausteinchen verwendeten Quarzes (2,5—2,8) gleichkommt, ist sehr die Frage und kann zum mindesten nicht entschieden werden[1]. Was aber zur Erfüllung des dritten Faktors fehlt, kann durch die beiden ersten ersetzt werden. Eine starke Adhäsion zwischen Kittmasse und Verstärkungsmaterial auf der einen Seite und eine starke Volumverminderung der Kittmasse bei ihrer Erstarrung auf der anderen Seite wird auch mit Festigungsmaterialien

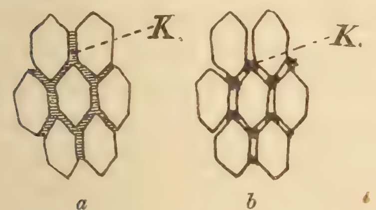
[1] Bei dem Gehäusebau der Testaceen kommt übrigens, da die Vorgänge im Wasser stattfinden, wo die Materialien nach dem archimedischen Princip das Gewicht der verdrängten Wassermassen verlieren, nicht das eigentliche specifische Gewicht, sondern »spec. Gew. —1«, in Betracht.

fertig werden, deren specifisches Gewicht nicht unerheblich größer ist als dasjenige der Kittmasse. Dass nun die Adhäsion zwischen Bausteinchen und Kittmasse bei den Testaceen sehr groß sein muss, erhellt daraus, dass selbst große Steinchen bei dem Gehäuseaufbau, wo sie durch das Wasser bewegt werden müssen, nicht von der Kittmasse abfallen. Dafür aber, dass sich die Kittmasse der Testaceenschalen bei ihrer Erstarrung stark kontrahirt, glaube ich in den eigenthümlichen Verbindungsbrücken, welche zwischen den einzelnen Plättchen des Cyphoderia-Gehäuses nach gewissen Behandlungen (cf. p. 51) wahrgenommen werden können, einen schlagenden Beleg sehen zu dürfen. Wie ich gezeigt habe, erscheinen an dem spitzen Ende des trichterartig eingestülpten, in Bau begriffenen Hinterendes der Schale, die vorher lose neben einander im Weichkörper liegenden Reserveplättchen auf der Oberfläche des in den Trichter eintretenden Protoplasmas zu einschichtigen kleeblattartigen Aggregaten verschmolzen (Textfig. 4 *kl*), diese Aggregate reihen sich nach dem Trichterrande hin zu einem sehr undeutlichen Pflasterwerk, das erst am Umbiegungsrande des Trichters die starre hexagonale Felderung der fertigen Schalenoberfläche hervortreten lässt. Die einfachste Auslegung scheint mir hier folgende: Die Plättchen werden nach der Oberfläche des Protoplasmas hin verschoben und durch den trichterwärts gerichteten Protoplasmastrom zur Berührung an einander gedrängt, die Plättchen liegen auf der Oberfläche des Protoplasmas nur in einer Schicht, entweder weil sie dem Protoplasma direkt aufliegen, gleichsam auf ihm schwimmen, oder weil die zu ihrem Halte ausgeschiedene Kittschicht zu dünn ist, um mehrere Lagen zuzulassen. Auf alle Fälle tritt Kittmasse an die Oberfläche des Protoplasmas und wird nun in die Zwischenräume der zusammengedrängten Plättchen durch Kapillarattraktion hineingezogen. Die frisch abgeschiedene Kittmasse hat annähernd das Lichtbrechungsvermögen der Plättchen, sobald sich desshalb die Kittmasse zwischen die zur Berührung gekommenen

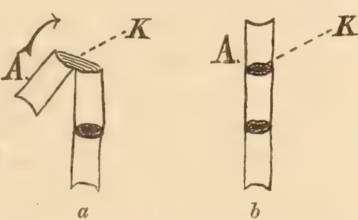


Textfig. 4. Aufbau eines Tochtergehäuses von Cyphoderia margaritacea. Kern schwarz, Körpersarkode punktirt, Schalenplättchen durch kleine Striche wiedergegeben. *kl*, kleeblattähnliche Plättchenaggregate an der Baustelle.

Plättchen eingelagert hat, werden die zur Berührung gelangten Plättchenkanten undeutlich, und die Aggregate erscheinen kleeblattähnlich etc.; in diesem Zustande werden sie an die Baustelle angeschwemmt, wo die in den Kantenrillen (cf. p. 49, Taf. V, Fig. 14*b*) befindliche Kittmasse sofort mit der Kittmasse der, zu dem undeutlichen Pflaster bereits zusammengetretenen, Plättchen verschmilzt. Die Kittmasse geht nun allmählich ihrer Erstarrung entgegen, sie wird dabei dichter, stärker lichtbrechend als die Plättchen, lässt also die Plättchen nach dem Umbiegungsrande hin deutlicher hervortreten, und kontrahirt sich dabei so stark, dass sie nicht mehr die ganze Länge der zwischen den Plättchen liegenden Fugen einnehmen kann, sondern in Folge der für Flüssigkeiten geltenden



Textfig. 5. Schematische Darstellung der Entstehung der zwischen den Plättchen der Cyphoderiaschale vorhandenen Bälkchen. *a*, die Kittmasse *K* ist in die, zwischen den Plättchen vorhandenen, Kapillarräume eingetreten und füllt sie vollständig aus. *b*, die Kittmasse vermag in Folge der mit ihrer Erstarrung verbundenen Kontraktion der Kapillarräume nicht mehr vollständig auszufüllen, und zieht sich an den Ecken der Plättchen zu den Balken (*K*) zusammen.



Textfig. 6. Schematische Figur, soll zeigen, wie durch Erstarrung der Kittmasse *K* das Plättchen *A* in die Verlängerung der übrigen Plättchen hineingezogen wird. *a*, das Plättchen *A* in der Lagerung, welche es innerhalb der trichterartig eingezogenen Baustelle im Cyphoderia-Gehäuse einnimmt. *b*, das Plättchen *A* in seiner definitiven Lagerung im Schalengefüge.

Spannungsgesetze zu einzelnen zwischen den Plättchen gelegenen Balken aus einander fließen muss (cf. Textfig. 5*a* mit 5*b*). Der Kontraktion der Kittmasse ist dann jedenfalls auch direkt die Umstülpung des Trichterrandes in die definitive Ebene der Tochterschale zuzuschreiben; wenn die sich bei *K*, Textfig. 6 befindliche Kittmasse kontrahirt, muss das Plättchen *A* in die Verlängerung der beiden anderen Plättchen treten, welche in der Figur im Längsschnitt wiedergegeben sind.

Es ist wohl selbstverständlich, dass die Kittmasse zuerst in einem flüssigen, wenn auch vielleicht schon zähflüssigen Zustand abgeschieden wird, und dass sie erst nachher erhärtet. Wenn Colloidsubstanzen erhärten, nehmen sie wohl ganz allgemein einen geringeren Raum ein, als vorher im flüssigen Zustand. Es steht also die Annahme der von mir geforderten Kontraktion der Kittmasse mit bekannten Eigenschaften ähnliche Körpergruppen in vollem

Einklang. Bei den Gipsstäbchenversuchen ist es augenscheinlich die Verdunstung des in der Kalksäckchenflüssigkeit enthaltenen Wassers, welche die Kalksäckchenflüssigkeit unter starker Kontraktion zur Erstarrung bringt; je stärker die Kontraktion dabei ist, desto stärker werden natürlich die Stäbchen an einander gepresst, desto enger wird schon allein durch die Erstarrung der Kittmasse das Gefüge, desto weniger braucht also die unter 3, p. 87 genannte Vorbedingung erfüllt zu sein. Die Erstarrung der Kittmasse beim Bau des Tochtergehäuses der Testaceen kann natürlich einem gewöhnlichen Verdunstungsvorgange nicht zugeschrieben werden. Mir scheint es wahrscheinlich, dass sie unter dem Einfluss des Wassers erstarrt, da die Erstarrung erst bei der Berührung mit dem Wasser eintritt; auch bei *W* in Fig. 7, Taf. V wird wohl gewöhnliches Wasser vorhanden sein[1].

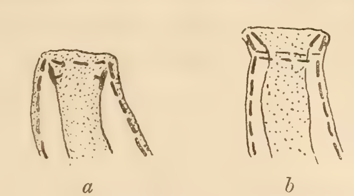
Das durch Kittbalken verbundene Plättchengefüge der Cyphoderia erhält dann eine weitere Festigung durch eine neue Kittschichtlage, welche jedenfalls an der geeignetsten Stelle, nämlich am Umbiegungsrande des Trichters dem Gefüge aufgelagert wird; und welche die äußere Kittschichtdecke darstellt (Textfig. 4; die um die Schale herumgelagerte punktirte Schicht). Sie ist in Kalilauge leichter vergänglich als das Balkenwerk; man könnte sogar annehmen, dass sie nicht vollständig erstarrt, sondern klebrig bleibt; man hätte dann eine Erklärung für das Aneinanderkleben künstlich in Berührung gebrachter Schalen (cf. p. 60), das Ausbleiben des Aneinanderklebens von ausgestorbenen Schalen, welche gleichfalls die äußere Deckschicht erkennen lassen, und das oben geschilderte Verhalten der Diatomee lässt es aber zweifelhaft erscheinen, ob die Klebrigkeit der Schale, der klebrigen Beschaffenheit der äußeren Hülldecke zugeschrieben werden darf.

Der Aufbau der Cyphoderia-Schale lässt sich also kurz dahin zusammenfassen, dass Plättchen an den Trichterrand zusammengeschwemmt werden, dass in die kapillaren Zwischenräume der Plättchen eine während der Erstarrung sich langsam, aber stark kontrahirende Kittmasse eintritt, und nun die Plättchen zu festem Gefüge zusammenzieht, und dabei gleichzeitig eine Umstülpung des Anfangs

[1] Die geforderte Volumverringerung der Kittmasse deutet vielleicht darauf hin, dass aus der Kittmasse durch die unmittelbare Nähe des Wassers Substanzen ausgezogen werden, deren früherer Anwesenheit sie ihren flüssigen Zustand verdankte; vielleicht tritt auch eine chemische Umwandlung der Kittmasse ein, bei welcher der neu entstehende Körper weniger Raum als der frühere einnimmt. Die Erstarrung der Kittmasse kann sich übrigens bis nach dem Trennungsvorgang der Tochter- von der Mutterschale verzögern. Neu entstandene Euglyphen zeichnen sich bekanntlich durch ihr lockeres Plättchengefüge aus; erst später zieht hier augenscheinlich die erstarrende Kittmasse die Plättchen fester zusammen.

trichterartig nach innen geschlagenen Gefüges veranlasst[1]. Die Anlage der ersten Plättchenreihe dürfte wohl nach dem in Textfig. 7 gegebenen Schema vor sich gehen.

Der Schalenbau der intrathalam aufspeichernden Testaceen erhält dadurch ein enges Gefüge, dass eine große Menge von Bausteinen auf der Außenfläche einer in Gehäuseform ausgetragenen Kittmassenschicht, so zu sagen schwimmt; dass durch die nahe Lagerung der Bausteinchen zwischen ihnen kapillare Räume auftreten, welche Antheile der Kittmasse in sich aufsteigen lassen. Die in die kapillaren Räume eingedrungene Kittmasse bewirkt dann durch Adhäsion und ihre mit der Erstarrung verbundene Kontraktion die dichteste Aneinanderlagerung selbst solchen Baumaterials, das vermöge seiner specifischen Schwere nur bis zu einem gewissen Grade den ordnenden Kapillarkräften Folge leisten würde.



Textfig. 7. Schematische Figur, die muthmaßliche erste Anlage einer Tochterschale von Cyphoderia darstellend. *a*, die erste Plättchenlage ist in die Mutterschale eingestülpt, die Plättchen sind durch einen senkrechten Frontstrich besonders bezeichnet. *b*, die erste Plättchenlage ist nach außen gestülpt; dadurch ist auch der Frontstrich von innen nach außen gekehrt worden; es findet also bei der Umstülpung gleichzeitig eine vollständige Umkehrung der einzelnen Plättchen statt.

b. Phylogenie des Sprossungsvorganges der Testaceen und System der Testaceen.

Wenn man nach dem Grunde fragt, warum sich wohl der Schalenaufbau der Cyphoderia durch die Trichterbildung in so merkwürdiger Weise vom Schalenaufbau anderer Testaceen unterscheidet, so darf wohl unbedenklich geantwortet werden, weil die Cyphoderia nicht im Stande ist, sämmtliches Baumaterial für die Tochterschale mit einem Male zur Stelle zu schaffen[2]; denn nur wo eine der Ausdehnung der Knospe entsprechende, oder annähernd entsprechende Anzahl von Bauelementen mit einem Male auf der Kittmasse ausgebreitet wird, kann ein festes Gefüge entstehen, weil nur

[1] Wahrscheinlich wirkt auch die Erstarrung (Kontraktion) der äußeren Kittschichtlage bei dieser Umstülpung mit.

[2] Sei es, dass die Abscheidung der Plättchen an mehrere, wenn auch vielleicht dicht zusammenliegende Perioden geknüpft ist (cf. p. 70), oder, dass die Sarkode sich nicht bis zur Gestalt der Tochterschale aufzublähen vermag oder aus beiden Gründen.

bei dichter Lagerung der Bauelemente die Kapillarkräfte zur Wirkung kommen können [1].

Dadurch, dass die Plättchen erst allmählich zur Disposition stehen, wird eine ebenfalls allmählich wachsende, jeweils durch die zur Verfügung stehende Anzahl der Plättchen deckbare Fläche und ein Widerstand verlangt, gegen welchen die Plättchen bis auf Kapillarwirkung zusammengeschoben werden. Dieser Widerstand ist durch den Umbiegungsrand des Trichters gegeben, die allmählich wachsende Fläche ist der Trichter selbst.

Ich habe schon früher den Sprossungsvorgang auf einen ursprünglichen Wachsthumsvorgang des Gehäuses zurückgeführt. Der ursprüngliche Wachsthumsvorgang ist noch in der extrathalamen Aufspeicherung bei Difflugia elegans u. A. angedeutet; diese Aufspeicherung ist vermuthlich aus einem appositionellen Gehäusewachsthum, Längenwachsthum des Gehäuses durch Ansatz von neuem Baumaterial vor der Gehäusemündung dadurch entstanden, dass nicht gleichzeitig gesammelt und gebaut, sondern erst gesammelt und dann gebaut wurde.

Bei Cyphoderia tritt es, um es noch einmal hervorzuheben, recht klar vor Augen, dass der Sprossungsvorgang einem allmählichen Wachsthumsvorgang seine Entstehung verdankt; der Sprossungsvorgang zeigt uns ein allmählich, wenn auch nicht sehr langsam wachsendes Schalenstück, das jedoch die Eigenthümlichkeit zeigt, dass es die Form der Mutterschale in umgekehrter Form wiedergiebt, indem nicht wie z. B. bei den polythalamen Thalamophoren der Fundus des Ansatzstückes auf dem Halse der Mutterkammer angesetzt wird, sondern sich Mündung der Mutterschale und Mündung des Ansatzstückes gegen einander kehren. Diese Umkehrung des Ansatzstückes ist vielleicht ursprünglich aus der extrathalamen Aufspeicherung des Baumaterials entstanden, denn hier wird durch äußere Einflüsse das ganze Baumaterial umgekehrt; sie mag sich dann auf Formen wie Cyphoderia vererbt haben, bei der ja gleichfalls das gesammte Baumaterial eine Umkehrung erfährt — wie man sich durch Textfig. 7 leicht überzeugen kann, die ursprünglich nach innen gekehrte, mit Strich versehene Plättchen-

---

[1] Eine so leichte Beweglichkeit der Plättchen, wie sie bei den erwähnten Gipsstäbchen leicht zu beobachten ist, darf überdies für die Bauelemente der Testaceen-Gehäuse nicht angenommen werden; dazu ist ohne Zweifel die Kittmasse zu zähflüssig. Es würde also schon hierdurch von vorn herein eine recht dichte Lagerung der Stäbchen erforderlich sein.

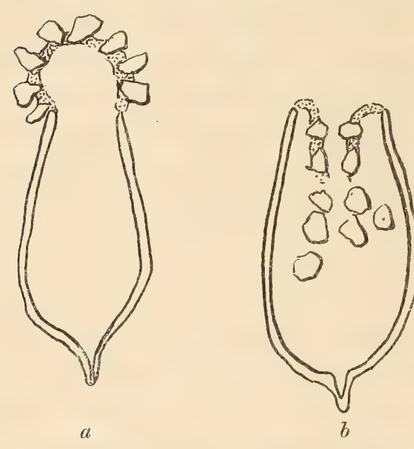
seite ist nach der Umstülpung nach außen gekehrt — doch ist mir im Einzelnen noch nicht klar, wie die Umkehrung des Baumaterials eine solche der Schalenform zur Folge gehabt haben kann, obgleich ich kaum zweifle, dass beide Umkehrungen mit einander in Zusammenhang stehen. Bei höher stehenden Formen, wie Euglypha, bei denen der ganze Wachsthumsprocess in einen einzigen Vorgang, in den Sprossungsvorgang nämlich, zusammengedrängt erscheint, ist schließlich die Umkehruug des Baumaterials unterblieben, während die Umkehrung der Form bestehen blieb. Erstere konnte unterbleiben, weil das ganze Baumaterial mit einem Male in der nöthigen Menge zur Baustelle geschafft wurde (entgegen: Cyphoderia) und weil das Baumaterial auf seinem Wege nicht mit der umkehrenden Wirkung des Wasserwiderstandes (entgegen Difflugia elegans, Litt. 10b) in Berührung kam. Die Umkehrung der Form blieb aber bestehen, weil sie die einfachste Weise der Erzeugung von neuen Schalen für die Tochterindividuen darstellte; die Wundstelle des von der Mutterschale abgestoßenen Wachsthumstückes konnte zugleich als Schalenmündung für das Tochterthier benutzt werden; eine Regeneration der Wundstelle war nicht nöthig. Die Thatsache, dass eine auf Umwegen (hier: Umkehrung des Baumaterials, zuerst durch die extrathalame, an das appositionelle Wachsthum anknüpfende, Aufspeicherung veranlasst) erreichte neue Errungenschaft (hier: Umkehrung der Schalenform) später bei phylogenetisch höher stehenden Formen auf einfachere Weise (hier: keine Umkehrung des Schalenmaterials bei Euglypha) zuwege gebracht wird, ist ja eine häufig vorkommende, jede palingenetische Entwicklung kann als Beispiel dafür gelten.

Wenn die hier aufgestellte Reihe, wie ich überzeugt bin, richtig ist, so müssen die extrathalam aufspeichernden Testaceen, die ich als Familie der »Adjungentiidae« zusammenfassen will, wie ich früher schon behauptet habe, die phylogenetisch ältesten der mit sekundären Auflagerungen versehenen Testaceen sein, sie schließen sich an die uneingeschränkt wachsenden mit verdichteter protoplasmatischer oder gelatinöser Hülle ausgestatteten, aber durch keine Verstärkungsmittel gefestigte Formen an (Lieberkühnia, Lecythium, Diplophrys u. A. Näheres in Nr. I dieser Beiträge.) Letztere mögen in einer Familie der »Nuditestidae« vereinigt werden.

Die Adjungentiidae werden wohl ausschließlich Formen umfassen, deren Schale nur durch Fremdkörper gefestigt wird.

An sie schließen sich dann die Formen mit Umkehrung des Baumaterials beim Sprossungsvorgang an, wie Cyphoderia. Ich

stelle für solche Formen die Familie der »Revolventiidae« auf. Zu den Revolventiidae werden voraussichtlich sowohl Formen mit Fremdkörperfestigung als solche mit selbstabgeschiedenen Stäbchen, Plättchen und dergleichen gehören. Man wird diese Formen von den Adjungentiidae einfach auf die Weise abzuleiten haben, dass die ursprünglich extrathalam aufgespeicherten Bausteinchen, mit der Kittmasse, in welcher sie festgeheftet waren, in das Innere des Muttergehäuses eingeschlagen wurden, wo dann die Kittmasse zur Auflösung kam (Textfig. 8). Bei Aufbau des Tochtergehäuses musste dann aber wieder die phylogenetische frühere Stufe wenigstens in so weit durchlaufen werden, dass die Festigungskörper, nachdem sie im Inneren des Mutterweichkörpers zu einer Schicht zusammengefügt, der extrathalamen Aufspeicherung entsprechend, wieder nach außen gewendet wurden. Die Zusammenfügung der Schicht geschah jedoch gleich in festem Gefüge, eine Abkürzung der Entwicklung, welche durch den Umbiegungsrand des Wachsthumstrichters möglich geworden war.



Textfig. 8. Schema zur Erläuterung der Entstehung der intrathalamen Aufspeicherung *b*, aus der extrathalamen Aufspeicherung *a*. Die störende Verlagerung von Figur *a* wurde in das Muttergehäuse hineingezogen, die Steinchen derselben vertheilten sich in der Sarkode (cf. Fig. *b*). Wenn man sich in Fig. *b* die Sarkode eingezeichnet denkt, erhält man ein der Fig. 7*a* entsprechendes Stadium. Das erste Baustadium von Cyphoderia rekapitulirt somit wahrscheinlich ein Aufsammlungsstadium ursprünglicherer Formen.

Die höchste Entwicklungsstufe in Bezug auf Gehäusebildung nehmen sicherlich Formen ein, die ihr Gehäuse nach Art der Euglypha aufbauen; man könnte sie zur Familie der »Protrudentiidae« vereinigen. Dieser Familie gehören wohl die meisten Testaceen an, zu ihr werden sowohl sandschalige Formen, als solche mit chitinigen oder kieseligen, selbst abgeschiedenen, Verstärkungsmitteln der Schale gehören. Vielleicht lassen sich in dieser Richtung wieder, den Festigungsmaterialien, entsprechende Untergruppen bilden.

Ich lasse eine kurze Aufstellung folgen:

1. Familie: Nuditestiidae mit nackter, ungehindert wachsender Schale. Schalenentstehung durch Durchschnürung der gewach-

senen Mutterschale in zwei Tochterschalen, z. B. Lieberkühnia, Diplophys, Lecythium.

2. Familie: Adjungentiidae mit extrathalamer Aufspeicherung des Gehäusematerials und mit Umkehrung desselben beim Gehäuseaufbau (Umkehrung durch äußere Faktoren bewirkt) z. B. Difflugia (?) elegans Pen. und Pontigulasia nov. gen., hierher auch jedenfalls: Difflugia (?) amphora, var. minor Penard, Pseudodifflugia amphitrematoïdes Archer.

3. Familie: Revolventiidae. Mit intrathalamer Aufspeicherung des Baumaterials und Umkehrung desselben beim Gehäuseaufbau. Bis jetzt nur Cyphoderia als hierher gehörig bekannt.

4. Familie: Protrudentiidae. Mit intrathalamer Aufspeicherung des Gehäusematerials, ohne Umkehrung desselben beim Gehäuseaufbau. Hierher: Euglypha, Difflugia urceolata Carter (nach Verworn, 17a) und jedenfalls die meisten der übrigen Testaceen.

Vorstehende systematische Betrachtungen sollen nur eine Skizze zu einem vorläufigen Entwurf darstellen, welcher vielleicht einmal bei Aufstellung eines natürlichen Systems eine Verwerthung finden kann. Es ist nicht zu bezweifeln, dass die vier Gruppen noch sehr heterogene Elemente enthalten werden; so wird man Formen mit spitzen Pseudopodien (Cyphoderia, Euglypha etc.) nicht ohne Weiteres mit Formen zusammenbringen dürfen, welche breite Pseudopodien (Arcella, Difflugia etc. etc.) besitzen.

Wenn aber etwa die letztgenannten Formgruppen sich durch wahre Übergänge zusammenhängend erweisen sollten, was durch ihren ganzen Bau, nicht bloß durch Schalenform dargethan werden müsste, so könnten sie, wenn auch vielleicht zu besonderen Unterfamilien vereinigt, in derselben Familie neben einander stehen bleiben. Auf die Komposition der Schalen, ob sie aus Steinchen, anderen Fremdkörpern, ob aus Kiesel-plättchen oder -stäbchen, ob schließlich aus Chitin-plättchen oder -stäbchen zusammengesetzt sind, wird man nicht allzuviel Gewicht legen dürfen, da bekanntlich (cf. p. 103) Übergänge von dem einfachen Steinbelag zum Belag selbst abgeschiedener Kieselbildungen und wohl auch zum Belag mit Chitinabscheidungen vorhanden sind.

Ich halte, wie aus dem Vorstehenden hervorgehen wird, Gehäuse mit Steinbelag für die ursprünglicheren an die nackten Schalen sich direkt anschließenden, von ihnen aus werden sich wohl die meisten Formen mit Chitinbelag und auch diejenigen mit Kieselbelag ableiten lassen; es scheint mir sehr zweifelhaft, ob sich Formen mit Chitin-

oder Kieselplättchen direkt von den Nuditestidae her entwickelt haben. Bei den Polythalamien, die eine, wenn auch scharf geschiedene, Parallelordnung zu den Testaceen darstellen, ist seither nur eine Form bekannt geworden, die ihre Gehäusewand aus selbst abgeschiedenen Plättchen zusammensetzt, Carterina, diese Form — und ich glaube dies von einem anderen sich eben so verhaltenden, neuen Genus, das im Planktonbericht beschrieben werden wird, ebenfalls behaupten zu können, — schließt sich an höher stehende Sandformen, nicht, wie man vielleicht erwartet hätte, an chitinhäutige Formen an, also ein Hinweis, dass selbst abgeschiedene Plättchen erst spät als Festigungsmaterialien in Verwendung kamen. Vielleicht können letztere Gesichtspunkte bei Aneinanderreihung der einzelnen Genera innerhalb der Familien Verwendung finden, sandschalige Formen haben den Vortritt, ihnen folgen erst, durch Übergänge verbunden, Schalen mit Chitin- oder mit Kieselbelag.

Der Sprossungsvorgang der Testaceen enthält ihre Embryonalgeschichte, und desshalb wohl vor Allem Hinweise auf ihre Verwandtschaftsverhältnisse; man wird es daher begreiflich finden, wenn ich auf eine eventuelle systematische Verwerthung des Sprossungsvorganges hier in bestimmterer Form aufmerksam gemacht habe.

c. Über die selbst abgeschiedenen Verstärkungsmittel der Testaceen-Schalen.

Die meisten der von dem Weichkörper der Testaceen selbst abgeschiedenen plättchen- oder stäbchenförmigen Gebilde zeichnen sich durch eine mehr oder weniger bestimmte typische Gestalt aus, einerlei ob sie kieseliger oder chitiniger Natur sind; so z. B. die Stäbchen bez. Plättchen von Euglypha, Quadrula, Nebela, Cyphoderia, Arcella u. A. Wenn auch kleine Variationen hierbei nicht ausgeschlossen sind, so lässt sich trotz derselben doch allenthalben eine für die einzelnen Arten typische Normalgestalt an den Plättchen wohl ausnahmslos erkennen.

Anders ist es bei Lecquereusia spiralis. Die Gestalt der kieseligen Gebilde, welche dieser Form als Festigungsmaterial dienen, wechselt ganz ungemein, wie ein Blick auf die Fig. 3, Taf. IV zur Genüge zeigen wird. Wallich hat geglaubt, die äußerst variirenden Stäbchen seien direkte Umschmelzungsprodukte an Diatomeenpanzern, ja er führt die in ihrer Form so konstanten Quadrulaplättchen auf solche Umschmelzungsprodukte von Diatomeen zurück. Bütschli (3, p. 30) ist dieser Ansicht entgegengetreten; Penard hat dann die Ansicht ausge-

sprochen, dass das Material der Plättchen und Stäbchen jedenfalls von aufgelösten Diatomeenpanzern und anderen kieseligen Fremdkörpern herrühre, dass dieses Material dann aber eine vollständig neue Formgestaltung im Weichkörper erhalte, so dass man nicht, wie WALLICH glaubte, aus der Form der Plättchen auf die Diatomeenart schließen könne. Es ist zweifellos, dass man, wie PENARD angiebt, im Weichkörper der Lecquereusia sehr häufig zerbrochene Diatomeenpanzer und korrodirte Stücke derselben antrifft; diese scheinen mir aber an sich nicht beweisend, sie können in diesem Zustand von außen aufgenommen worden sein; im Bodenschlamm trifft man sie nicht selten frei. Ihre Existenz ist vielleicht auf die Thätigkeit von Schnecken und ihrer leistungsfähigen Radula zurückzuführen; durch Zerfall der Schneckenfäkalien können sie wieder frei und dann von den Testaceen aufgenommen worden sein. Trotzdem habe ich einige Lecquereusia-Stäbchen gefunden, welche an irgend einer Stelle eine ganz merkwürdige Ähnlichkeit mit Diatomeenpanzern erkennen ließen, während sie anderwärts die massive im Querschnitt runde Form inne hatten, welche den meisten Stäbchen der Lecquereusia zukommt; zum Theil trat hier das Gitterwerk noch hervor, zum Theil schien auch die äußere Form und Größe einer Diatomee noch gewahrt, während die Flächenseiten des Diatomeenpanzers zu einer soliden Masse zusammengesunken und verschmolzen schienen (cf. Textfigur 9). Ich bin also nicht im Stande die Ansicht PENARD's zu widerlegen; ich möchte aber zu bedenken geben, dass bei der großen Variabilität der Stäbchen wohl auch einmal eine Änlichkeit mit Diatomeen zufällig auftreten kann, und dass da, wo ein Stäbchen mit einer gefelderten Diatomeenfläche ausgestattet erscheint, sehr wohl eine sekundäre Verschmelzung eines noch nicht fest gewordenen Lecquereusia-Stäbchens mit einem Diatomeenpanzerstückchen stattgefunden haben kann.



Textfig. 9. Schalenstäbchen von Lecquereusia spiralis (Ehrenb.), entweder aus Umschmelzung von Diatomeen entstanden (?) oder dadurch gebildet, dass mehr oder weniger flüssige Kieselmassen mit Diatomeenpanzer oder mit Bruchstücken von solchen verschmolzen und hierauf erstarrt sind.

Wie ich schon früher klargestellt zu haben glaube (10d, p. 339), treten nämlich die Kieselstäbchen zuerst in Form kleiner Tröpfchen innerhalb des Weichkörpers auf, welche Anfangs bis zu einem gewissen Grade flüssig sind, in diesem Zustand bei Berührung mit einander verschmelzen (Taf. IV, Fig. 3*a*) und dann erst allmählich erstarren. Die verschiedene Gestalt der Stäbchen, vor Allem die hier vorkommenden Ringbildungen (Taf. IV, Fig. 3 *g*, *o* und *s*), erklären

sich auf die einfachste Weise durch die Annahme, dass zähflüssige, im Erstarren begriffene Massen vor ihrer völligen Erstarrung mit einander verschmolzen sind; es können bei diesen Vorgängen natürlich auch recht gut Diatomeenstücke, ohne selbst flüssig geworden zu sein, mit eingeschmolzen werden. Die Einschnürungen, welche sich an manchen Stäbchen (Taf. IV, Fig. 3 *c*, *d*) noch wahrnehmen lassen, zeigen oft noch, wie viel kleinere Partien an dem Aufbau eines Stäbchens Theil genommen haben. Die Erstarrung der Stäbchen scheint nur sehr allmählich vor sich zu gehen, denn die verschlungenen und verzweigten Formen, die nicht selten sind (Taf. IV, Fig. 3 *b*, *e*, *l*; *t*, *w*, *x* und *z*), sind wohl darauf zurückzuführen, dass noch nicht erstarrte und durch die Bewegungen der Sarkode hin- und hergewundene Stäbchen mit einander in Berührung gerathen und dann gemeinsam erstarrt sind. Ich glaube, dass die vollständige Erstarrung der Stäbchen zumeist erst dann eintritt, wenn sie während des Sprossungsvorganges auf der Oberfläche des Tochtergehäuses angelangt sind. Es ließe sich nämlich anders gar nicht begreifen, wie sie bei ihrer so sehr willkürlichen Gestalt und bei ihrer oft recht erheblichen Länge (Fig. 3 bei derselben Vergrößerung wie Fig. 1 gezeichnet) sich den Wölbungen des Gehäuses, die ja an verschiedenen Stellen desselben sehr verschieden sind, zu einem so engen und glatten Gefüge anschmiegen können, wie es Regel ist (cf. Fig. 1, Taf. IV). Wären sie bei ihrer Zusammenlagerung nicht noch biegsam gewesen, so müssten sie von der Gehäusewand in einzelnen Theilen wenigstens abstehen, was gelegentlich thatsächlich vorkommt, wie die Fig. 9 u. 10 bei Leidy, 7, Taf. XIX beweist. Bei dem dort abgebildeten Exemplar sind die abstehenden Stäbchen augenscheinlich zu früh erstarrt. Nacktstellen kommen an den Lecquereusia-Gehäusen sehr häufig vor, oft aber liegen nur scheinbare Nacktstellen vor, indem die stäbchenlosen Stellen von einer äußerst dünnen, der inneren Deckschicht auflagernden Kiesellamelle überzogen werden. Die Anwesenheit der letzteren lässt sich durch Kochen mit Kalilauge, in welcher sie resistent, die Deckschicht aber löslich ist, nachweisen; hier hat sich wohl zuletzt noch ein sehr dünnflüssiges Silikat zwischen den von den Stäbchen gelassenen Lücken ausgebreitet und ist dann erstarrt. Zuweilen werden solche Kiesellamellen von zarten Netzlinien in einzelne Felder getheilt (Taf. IV, Fig. 3 *n*); vielleicht ist hier die dünne Kieselschicht bei ihrer Erstarrung gesprungen. Oft findet man auch solchen Kiesellamellen noch einzelne Stäbchen aufgelagert, sie waren wohl auf der erst nachträglich gedeckten Nacktstelle von den übrigen Stäbchen zu weit ent-

fernt, um durch Kapillarkräfte den Anschluss zu erreichen (Taf. IV, Fig. 3 *m* und *n*).

Derartige selbstabgeschiedene Kiesellamellen kommen übrigens auch bei vielen Difflugien vor, die niemals Kieselgebilde in bestimmterer Form, Stäbchen oder Plättchen abscheiden. Sie erreichen öfters eine erhebliche Dicke und sehen dann Quarzkörnchen sehr ähnlich; sie lassen sich aber von wirklichen Quarzkörnchen schon unter dem Mikroskop mit einiger Sicherheit dadurch unterscheiden, dass sie im polarisirten Licht nicht das Farbenspiel zeigen, welches die Quarzkörnchen in Folge der dem Quarz eigenthümlichen Drehung der Polarisationsebene auszeichnet. Bei gekreuzten Nicols werden sie unsichtbar, während die Quarzkörnchen in allen Farben erstrahlen. Sie erscheinen bei gewöhnlichem Licht oft bläulich-grün, haben in der Regel abgerundete Ecken (cf. PENARD 8, p. 17), ihr Hauptcharakteristikum ist aber wohl eine der Gehäusewand konforme Wölbung, welche namentlich bei größeren Plättchen sehr auffällig ist. Sie kommen bei fast allen sandschaligen Formen vor, verhältnismäßig häufig habe ich sie bei Difflugia pyriformis und Difflugia elegans angetroffen, bei anderen Sandschalern sind sie seltener. Nach PENARD's Angaben (l. c. p. 16) scheinen die Gehäuse von Difflugia fallax, D. lucida, D. lanceolata ganz aus solchen »Pseudoquarzen«, wie sie PENARD einmal nennt, zu bestehen. PENARD hält sie für mimetische Nachbildungen der Quarzkörnchen; er meint, dass die Thiere den Boden ihrer Umgebung nachbilden, und dadurch dem Auge ihrer Verfolger, entgehen. Ich kann mich dieser Auffassung nicht anschließen, denn von Verfolgern, die den Difflugien einzeln nachstellten, ist nichts bekannt; und wenn die Difflugien von Detritusfressern mit Schlamm zusammen aufgenommen werden, etwa von Batrachierlarven, wird ihnen die mimetische Anpassung nichts nützen. Meine Ansicht ist folgende: Kieselsäure scheint fast allen Kittmassen der Testaceen beigemengt zu sein. Die meisten Difflugienschalen lassen sich zur Rothgluth erhitzen ohne aus einander zu fallen, sie werden dabei nur sehr gebrechlich (cf. p. 52). Ich glaube mit PENARD im Einklang, dass in der Kittmasse befindliche Kieselpartien bei Rothgluth zusammenschmelzen, während die chitinigen Bestandtheile der Kittsubstanz verbrennen, so dass nach Verlust des Chitins die Kittmasse zerbrechlicher wird, aber wegen der verschmolzenen Kieselpartien nicht aus einander fällt. In der ungeglühten Schale ist auf keinen Fall die Kieselsäure der Kittschicht zu einem zusammenhängenden Gerüst verbunden, sonst könnten die Gehäuse nach Behandlung mit Kalilauge oder koncen-

trirten Mineralsäuren nicht aus einander fallen; die Kittmasse ist augenscheinlich mit Kieselsäure nur imprägnirt. Die Produktion der Kieselsäure von Seiten des Weichkörpers ist nun ganz offenbar — einerlei ob sie durch Aufnahme und Einschmelzen fremder Kieselkörper oder wie sonst erfolgt — außerordentlichen Schwankungen unterworfen. Dies geht schon daraus hervor, dass die Zahl der in einem Lecquereusia-Gehäuse vorhandenen Kieselstäbchen ganz willkürlich schwankt, sie setzen bald das ganze Gehäuse zusammen, bald betheiligen sich von außen aufgenommene Quarzkörnchen, bald intakte, bald zerbrochene Diatomeenpanzer an dem Festigungswerk, ja sie können gänzlich fehlen, so dass dann die Gehäuse nur aus letzteren Fremdmaterialien zusammengesetzt erscheinen. Lecquereusia steht auf einer Übergangsstufe zwischen sandigen Gehäusen und Schalen mit typischen Plättchen. Ist nur wenig Kieselsäure von dem Weichkörper producirt worden, so bleibt sie auf eine Imprägnation der Kittmasse beschränkt, während Fremdkörper die weitere Festigung übernehmen. Ist eine größere Quantität von Kieselsäure vorhanden, so sammelt sie sich auf der imprägnirten Kittmasse zu Pseudoquarzen an, erst auf der Gehäuseoberfläche erstarrend. Die Kittmasse scheint nur eine gewisse Menge von Kieselsäure festhalten zu können. Eine noch reichlichere Kieselabscheidung bewirkt schließlich eine Zusammenhäufung von flüssigem Silikat innerhalb des Weichkörpers, das aber schon hier allmählich zu erstarren beginnt[1] und desshalb zur Bildung der Stäbchen Veranlassung giebt. Gelegentlich sind sogar, wie die aus dem Gehäusegefüge manchmal, jedoch sehr selten, hervorragenden Stäbchen zeigen, die Stäbchen schon vollständig erstarrt, wenn sie auf der Oberfläche des Tochtergehäuses in das Mauerwerk desselben eingefügt werden. Hier ist ein Übergang zu dem schon in der Sarkode starren Zustand der Euglypha-Plättchen gegeben, ohne dass ich natürlich Euglypha von Lecquereusia abzuleiten Neigung hätte; aber die Vorfahren der Euglypha werden sich ähnlich verhalten haben wie Lecquereusia[2].

Interessant ist es, dass eine Lecquereusia, die ich für eine neue Species halte, auch in Bezug auf die Gestalt ihrer Kieselab-

---

[1] Vielleicht weil seine inneren Partien bei stärkerer Anhäufung den lösenden Einwirkungen gewisser Protoplasmatheile entzogen werden.

[2] Man könnte die Nebela-Arten unbedenklich für die Vorläufer von Euglypha ansehen, wenn sich beide nicht durch breite und spitze Pseudopodienbildung von einander unterschieden. Es kann aber noch nicht gesagt werden, ob dieser Unterschied trennende Beweiskraft besitzt oder nicht (cf. p. 95).

scheidungen sich dem Plättchentypus, wie er bei Euglypha u. A. vorliegt, wenn auch nur in unvollkommener Weise annähert. Es scheint hier ein erster Schritt zur Weiterbildung gegeben.

Lecquereusia modesta nov. spec. Gehäuse ähnlich wie bei Lecqueur. spiralis, jedoch gedrungener; kurzer Schalenhals [der bei Lecqu. spiralis größer ist, sich scharf vom kugligen Theil des Gehäuses absetzt und eine schwanenhalsartige Krümmung zeigt], mit breiter Basis, ohne schwanenhalsähnliche Krümmung dem kugligen Gehäusetheil aufgesetzt. Verstärkungsmaterial selten Quarzkörnchen, wenig Kieselstäbchen, meist aus unregelmäßig abgerundeten Platten zusammengesetzt (Taf. IV, Fig. 2 *Pl*), die unter Umständen eine stärker lichtbrechende Innenpartie erkennen lassen (Pl_1).

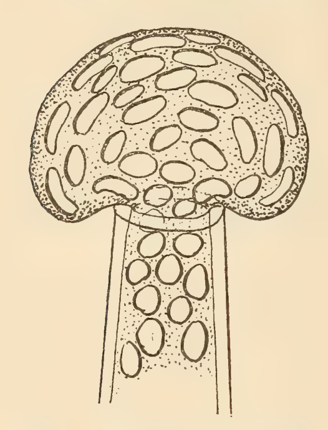
Leidy hat ein unzweifelhaft zu dieser Species gehörendes Exemplar abgebildet, dessen ganzes Schalengefüge nur aus abgerundeten Plättchen zusammengesetzt ist. Die Plättchen zeigen alle die stärker lichtbrechende Innenpartie (Leidy, 7, Taf. XIX, Fig. 23).

Vielleicht wird man folgende Erklärung für das Zustandekommen der Plättchen gelten lassen. Die Anfangs flüssigen Silikate werden innerhalb des Weichkörpers nicht mehr willkürlich hin und her geschoben, es finden in Folge dessen keine Verschmelzungen mehr statt, die Stäbchenbildung bleibt aus, der innere Theil der Abscheidungen (= stärker lichtbrechende Innenpartie) erstarrt vollkommen, während die äußeren bis zu einem gewissen Grade noch flüssig bleiben. Erstarrter und zähflüssig gebliebener Theil haben Plättchenform angenommen, weil sich die Protoplasmawaben[1] bei der Ruhe, welche in dem abscheidenden Theil eingetreten ist, in einer der Oberfläche des Weichkörpers entsprechenden Weise abgeplattet haben, und weil die Abscheidung der Plättchen jedenfalls zwischen den Wabenlagen stattfand, so dass sie von dem Druck des Wabeninhalts der angrenzenden Waben zur Plättchenform gezwungen wurden.

Über die Mechanik der Plasmawaben und ihre Lagerung zur Oberfläche des Weichkörpers gedenke ich später eine ausführlichere Arbeit zu veröffentlichen. Die koncentrische Abplattung von Partien einer leichter flüssigen Substanz (hier Wabeninhalt) innerhalb einer zähflüssigen (hier Wabenwandmasse), lässt sich aber schon durch einen einfachen Versuch anschaulich machen. Mengt man Öl mit Gummi arabicum zusammen und bläst das Gemisch aus einer Kapillarröhre heraus auf einen Objektträger, so nehmen die Öltropfen eine der Oberfläche des Gemisches koncentrische Abplattung an (Textfig. 10)

[1] Die Wabenstruktur des Protoplasmas wird von allen neueren Rhizopodenforschern anerkannt.

auch Schaumwaben (z. B. Seifenschaum) zeigen unter denselben Umständen dieselbe Abplattung; doch wird das optische Bild hierbei komplicirter. Die Abplattung wird durch den Druck bewirkt, den die aus der Kapillarröhre ausströmende Masse auf die bereits ausgeströmte ausübt. Auch im Zellinneren ist ja bekanntlich der Druck meist oder immer größer als an der Zellperipherie, so wird z. B. bei Infusorien, deren Pellicula verletzt ist, das Entoplasma aus der Wunde hervorgepresst. Bei den Testaceen kann aber schon desshalb eine Druckvergrößerung innerhalb des Weichkörpers zur Zeit der Plättchenabscheidung angenommen werden, weil das später bei dem Sprossungsvorgang stattfindende Hervorquellen des Protoplasmas ebenfalls auf eine innere Druckvermehrung zurückgeführt werden darf. [Wenn das Aufquellen des Protoplasmas, beim Sprossungsvorgang, durch Wasseraufnahme stattfindet, so wird also die Wasseraufnahme vermuthlich vom Centrum des Weichkörpers ausgehen; die Wasseraufnahme wird aber vor dem Sprossungsakt immer nur so weit vor sich gehen, als es der dem Druck der Innenschichten entgegenwirkende Druck der äußeren Plasmaschichten, vielleicht ein einfacher Oberflächendruck, der ein recht bedeutender zu sein scheint, zulässt. Erst wenn der Druck der Oberfläche beim Sprossungsvorgang aus unbekannten Gründen nachlässt, wird die Wasseraufnahme eine ergiebigere.]



Textfig. 10. Ein Gemisch aus zähflüssigem Gummi arabicum und Öl, welches aus einer Kapillarröhre hervorgepresst wird. Gummi arabicum = punktirt; Öltropfen = hell. Die Öltropfen platten sich in einem der Oberfläche des ausfließenden Gemisches konformen Sinne ab. Stark vergr.

Beim Austragen der Plättchen runden sich dann die noch nicht erstarrten, peripherischen Partien der Plättchen in Folge der für Flüssigkeiten geltenden Spannungsgesetze mehr oder weniger ab; ihr geringeres Lichtbrechungsvermögen ist vielleicht dem Umstande zuzuschreiben, dass sie unter geringerem Drucke auf der Außenseite des Gehäuses erstarrt sind, als die unter Wabendruck fest gewordenen centralen Plättchentheile.

Die wenigen Euglyphen, die ich selbst gesehen habe, zeigten ihre Reserveplättchen immer in sehr regelmäßiger, der Schalen, bez. Weichkörperoberfläche parallel gerichteter Lagerung, um den Kern herum angeordnet — dies spricht für meine Auffassung. Der Plättchendurchmesser braucht dem Durchmesser der Protoplasmawaben in keiner Weise zu entsprechen, weil die Zahl der Wabenreihen, die sich an der Abscheidung der Plättchen betheiligen, bei den verschiedenen Arten sehr verschieden sein kann; es können also große und kleine Plättchen auf dieselbe Weise erklärt werden, ohne dass man zu der Annahme einer entsprechend verschiedenen Wabengröße

des Protoplasmas großplattiger und kleinplattiger Formen gezwungen wäre. Die meist vorkommende, hexagonale Form der Plättchen ist vielleicht die Folge einer entsprechenden Anordnung der Plasmawaben[1]; ihr meist einheitliches Lichtbrechungsvermögen (ohne abgesetzte Innenpartie) weist darauf hin, dass sie an ihrem Entstehungsort auch ihre volle Erstarrung erreichen.

Für die kleinen Plättchen der Arcellenschale möchte ich jedoch noch eine andere Herkunft für wahrscheinlicher halten. Sie erscheinen als hohe sechseckige, innen mit einer Flüssigkeit gefüllte, kleine Prismen (cf. Bütschli, »Protozoa«, p. 20 u. 21). Ich glaube, dass sie ihre Entstehung aus kleinen kugeligen Tröpfchen, etwa Phäosomen, nehmen, die, auf der Außenseite der Schale angekommen, vielleicht durch die unmittelbare Berührung mit dem Wasser an ihrer Oberfläche erstarren, oder eine Niederschlagsmembran abscheiden, und dabei sich durch gegenseitigen Druck[2] zu sechseckigen Prismen abplatten, etwa wie die Zellen eines Cylinderepithels. So viel ich weiß, sind sechskantige Reserveplättchen im Arcellenweichkörper noch nicht gefunden worden, ihre Modellirung könnte also sehr wohl erst während des Sprossungsvorganges der Arcellen vor sich gehen.

Wenn diese Anschauungen richtig sind, ergiebt sich also folgende Reihe für die Kieselplättchen. Eine ähnliche Reihe mag für die Chitinplättchen existiren, wenn schon Sonderbildungen (Arcellenplättchen) hier sehr wahrscheinlich vorkommen. 1) Fremdkörper, zur Deckung der Schalenkörper ausreichend — Kittschicht mit Kiesel imprägnirt. 2) Fremdkörper, zur Deckung der Schalenoberfläche nicht ausreichend — Nacktstellen. Kiesel dringt aus der Kittschicht hervor und erzeugt Pseudoquarze. 3) Wenig Fremdkörper, die Kieselsäure sammelt sich in flüssigem Zustande innerhalb der Muttersarkode an und wird durch die Bewegungen derselben zu verschieden gestalteten Stäbchen vor ihrer Erstarrung verschmolzen (Lecquereusia spiralis). 4) Keine Fremdkörper, selten Kieselstäbchen; die flüssigen Kieselsubstanzen werden im Weichkörper wenig oder gar nicht verschoben, sie erstarren desshalb unter dem Druck der Protoplasmawaben zu Plättchen; ihre Erstarrung ist aber keine vollständige (Lecquereusia modesta nov. spec.). 5) Die flüssigen Kieselsubstanzen kommen ohne störende Bewegungen der Muttersarkode

---

[1] Für die vierseitigen Quadrulaplättchen kann jedoch wohl kaum an eine solche Auffassung gedacht werden, ihr Zustandekommen ist mir noch unverständlich.

[2] Der Druck natürlich dadurch hervorgerufen, dass eine große Zahl in Erstarrung begriffener Tröpfchen auf einer kleinen Fläche beim Sprossungsvorgang zusammengedrängt werden.

unter dem Druck der Plasmawaben zur Erstarrung, es entstehen regelmäßige Plättchen (Euglypha u. A.).

Göttingen, Zool.-zoot. Institut, 18. August 1895.

Anhang.

Diagnosen der in den Beiträgen III—V genannten neuen Testaceen und Bemerkungen zu Difflugia pyriformis Perty.

Difflugia pyriformis Perty. Die von mir in diesen Beiträgen (III—V) behandelten Exemplare besitzen birnförmige Gestalt, ihr Gehäusegefüge ist dicht, besteht meistens aus Quarzkörnchen, denen nur sehr selten andere Fremdmaterialien beigemengt sind. Die Längsmesser der Gehäuse sind 0,096—0,135 mm lang, ihr größter Breitenmesser beträgt 0,054—0,072 mm.

Das aus zahlreichen Messungen genommene Mittel des Gehäuselängsmessers von Thieren ein und derselben Kultur betrug:

im Oktober	1892	= 0,1188	mm
im November	1892	= 0,1201	-
im März	1893	= 0,1210	-
im April	1893	= 0,1217	-
im Mai	1893	= 0,1218	-
im Juni	1893	= 0,1160	-
im Juli	1893	= 0,1160	-

Die im Frühjahr erzeugten Thiere scheinen hiernach größere Gehäuse zu besitzen, als die im Sommer und Spätherbst erzeugten.

Difflugia asterisca sp. nov. Form des Gehäuses der vorigen Art sehr ähnlich, unterscheidet sich von Difflugia pyriformis hauptsächlich durch den eigenartigen Bau ihres Kernes, der sehr an einen Kernzustand erinnert, wie er jüngst von SCHAUDINN (11) bei Amoeba binucleata Gruber beobachtet worden ist. Im Centrum des Kerns findet sich ein Aggregat von kugligen Binnenkörpern (vielleicht Chromatinkörper), um dieses Aggregat liegt eine hell aussehende, von feinen Strahlen durchsetzte Schicht einer wenig lichtbrechenden Substanz, ihr folgt als breite Randschicht der deutlichen Kernmembran anliegend, eine stärker lichtbrechende Substanz, welche sich in Karminfarbstoffen außerdem stärker färbt, als die von Strahlen durchsetzte Mittelschicht (cf. Taf. IV, Fig. 18). Kerne von Difflugia pyriformis habe ich nie in ähnlichem Zu-

stande gefunden. Meine zahlreichen Exemplare stammen vom Titimoor bei Freiburg und wurden zu verschiedenen Zeiten stets mit demselben Zustand des Kernes angetroffen.

Pontigulasia gen. nov. Das neue Genus Pontigulasia unterscheidet sich von Difflugia vor Allem durch den Besitz einer Schlundbrücke, welche in einiger Entfernung von der Mündung balkenartig die beiden Breitseiten der etwas zusammengedrückten Gehäuse verbindet. Die Brücke lässt sich durch die Gehäusewand hindurch erst an aufgehellten (Nelkenöl, Kanadabalsam etc.) Gehäusen wahrnehmen, bleibt aber auch dann noch undeutlich, dagegen ist sie immer sofort erkennbar, wenn man das Gehäuse so orientirt, dass man in die Mündung desselben hineinsehen kann (Taf. IV, Fig. 13 *a*). Die Schlundbrücke besteht aus einer braunen Chitinmasse, der unter Umständen kleinste Steinchen eingelagert sind. Die Pseudopodien nehmen häufig eine hirschgeweihartige, flechtenförmige Form an (Taf. IV, Fig. 22 und 24). Die Aufspeicherung des Gehäusematerials geschieht extrathalam (Fig. 5, 7 und 24). Zwischen den Fugen der Bausteinchen werden bei alten Schalen häufig gelbe bis dunkelbraune Perlen von Kittmasse ausgeschwitzt (Taf. IV, Fig. 6). Selbstabgeschiedene Kieselbildungen fehlen. Der Kern stellt eine von einer deutlichen Kernmembran umhüllte Blase mit membranständigen Binnenkörpern dar (Taf. IV, Fig. 28). Die von mir beobachteten Individuen ließen sich in drei Kategorien sondern, welche ich für eben so viel Species halte. Sie stammten alle drei aus den Gewässern des kleinen Hagens bei Göttingen. Die Kultur starb aus, bevor ich Reinkulturen der drei Formen anlegen konnte.

Pontigulasia compressa nov. gen. nov. sp. Schale taschenförmig ziemlich stark zusammengedrückt (Taf. IV, Fig. 13 *a* und *b*). Bevorzugt Diatomeen als Baumaterial. Länge = 0,13—0,14 mm, Breite = 0,10 mm.

Pontigulasia incisa nov. gen. nov. sp. Gehäuse weniger zusammengedrückt als vorige; der vordere Gehäusetheil setzt sich auf Schlundrückenhöhe durch eine mehr oder weniger tiefe Rinne von dem hinteren Schalentheil ab (Taf. IV, Fig. 5). Länge = 0,12—0,15 mm, Breite = 0,08—0,09 mm.

Pontigulasia spiralis nov. gen. nov. sp. Das Mündungsende des Gehäuses legt sich mit schwacher Krümmung dem Fundustheil desselben an. Unterscheidet sich von Lecquereusia spiralis vor Allem durch den Besitz der Schlundbrücke, dann durch den gänzlichen Mangel selbstabgeschiedener Kieselstäbchen. Auffallend ist das

häufige Vorkommen von Doppelgehäusen (Fig. 6, 7, 8), deren Wohnraum mit einander in Verbindung steht (bei etwa 3% meiner Exemplare beobachtet). Länge = 0,12—0,13 mm. Breite = 0,11—0,12 mm.

Die neue Species Lecquereusia modesta ist p. 101 beschrieben worden.

Nachschrift: Zu p. 77 ist zu bemerken, dass auch JAWOROWSKY[1], analog der Beobachtung BÜTSCHLI's an Arcella, nach der Konjugation von Difflugia globulosa Duj. Kernvermehrung in beiden Thieren und hierauf Auswanderung von amöbenartigen Schwärmern beobachtet hat.

Die in den Beiträgen III—V citirte Litteratur.

Die mit * bezeichneten Abhandlungen enthalten nähere Angaben über Cyphoderia margaritacea Schlumb.

1. H. BLANC, »Les Difflugies de la faune profonde du Lac Léman«. Recueil inaugural de l'Université de Lausanne. 1892.
2. F. BLOCHMANN. »Zur Kenntnis der Fortpflanzung von Euglypha alveolata Duj.«. Morphol. Jahrbuch. Bd. XIII. 1888. p. 173—183. Taf. V.
3. O. BÜTSCHLI, »Protozoa« in: Dr. H. G. BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. I. Leipzig u. Heidelberg 1880—1882.
4. *H. J. CARTER, »On freshwater Rhizopoda of England and India«. Annals and magazine of natural history. 3. ser. Bd. XIII. 1864. p. 18—39. Taf. I u. II.
5. *FRESENIUS, »Beiträge zur Kenntnis mikroskopischer Organismen«. Abhandlungen, herausgeg v. d. SENCKENBERG'schen Naturforschend. Gesellsch. Bd. II. 1856—1858. p. 211—242. Taf. X—XII.
6. *A. GRUBER, »Die Theilung der monothalamen Rhizopoden«. Diese Zeitschr. Bd. XXXVI. 1882. p. 104—124. Taf. IV u. V.
7. *J. LEIDY, »Fresh-water Rhizopods of North-America«. Report of the United States geological survey of the territories. Vol. XII. Washington 1879.
8. *E. PENARD, »Études sur les Rhizopodes d'eau douce«. Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève. Tome XXXI. No. 2. 1890. p. 1—230. Pl. I—XI.
9. *M. PERTY, »Zur Kenntnis der kleinsten Lebensformen in der Schweiz«. Bern 1852.

10a. L. RHUMBLER. »Die verschiedenen Cystenbildungen und die Entwicklungsgeschichte der holotrichen Infusoriengattung Colpoda«. Diese Zeitschr. Bd. XLVI. 1888. p. 549—601. Taf. XXXVI.

---

[1] A. JAWOROWSKY, »Ein kleiner Beitrag zur Vermehrungsweise der Süßwasserrhizopoden«. Odbitka z »Kosmosu« Zeszyt IV. Lwow 1892. p. 15 u. 16.

10b. L. RHUMBLER, »Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden. I. Über Entstehung und sekundäres Wachsthum der Gehäuse einiger Süßwasserrhizopoden«. Diese Zeitschr. Bd. LII. 1891. p. 515—550. Taf. XXXII.

10c. Derselbe, »II. Saccammina sphaerica M. Sars«. Diese Zeitschrift. LVII. 1894. p. 433—617. Taf. XXI—XXV.

10d. Derselbe, »Über Entstehung und Bedeutung der in den Kernen vieler Protozoen und in Keimbläschen von Metazoen vorkommenden Binnenkörper (Nucleolen)«. Diese Zeitschr. Bd. LVI. 1893. p. 328—364. Taf. XVIII.

10e. Derselbe, »Eine Doppelfärbung zur Unterscheidung von lebenden Substanzen und von abgestorbenen oder anorganischen Substanzen nach ihrer Konservirung«. (Im Anschluss hieran einige Mittheilungen über Rhizopoden.) Zool. Anz. 1893. Nr. 411 u. 412.

10f. Derselbe, »Entwurf eines natürlichen Systems der Thalamophoren«. Nachr. der K. Gesellsch. der Wissensch. zu Göttingen. Math.-phys. Klasse. 1895. p. 51—98.

10g. Derselbe, »Über die phylogenetische Bedeutung der entosolenen Lageninen«. Zool. Anz. 1895. Nr. 474.

11. F. SCHAUDINN, »Über die Theilung von Amoeba binucleata Gruber«. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde Berlin. Jahrg. 1895. p. 130—141.

12a. W. SCHEWIAKOFF, »Über karyokinetische Kerntheilung bei Euglypha alveolata«. Morphol. Jahrb. Bd. XIII. 1888. p. 193—258. Taf. VI u. VII.

12b. Derselbe, »Über die Natur der sogenannten Exkretkörner der Infusorien«. Diese Zeitschr. Bd. LVII. 1893. p. 32—56. Taf. III.

13. *M. P. SCHLUMBERGER, »Sur quelques nouvelles espèces d'Infusoires de la Famille des Rhizopodes«. Annales des sciences naturelles. 3e série. Bd. III. 1845. p. 254—256.

14. *F. E. SCHULZE, »Rhizopodenstudien. III.« Archiv für mikr. Anat. Bd. XI. 1875. p. 94—139.

15. *M. SCHULTZE, »Über den Organismus der Polythalamien«. Leipzig 1854.

16. *FR. STEIN, »Über Süßwasserrhizopoden«. Sitzungsberichte der Böhmischen Akademie. Januar 1857. Bd. X. Berichte der Sektionen p. 42.

17a. M. VERWORN, »Biologische Protistenstudien«. Diese Zeitschr. Bd. XLVI. 1888. p. 455—470.

17b. Derselbe, »Allgemeine Physiologie. Ein Grundriss der Lehre von Leben.« Jena 1895.

18. G. C. WALLICH, »On the Extent and some of the Principal Causes of Structural Variation among the Difflugian Rhizopods«. Ann. mag. nat. hist. 3. ser. Bd. XIII. 1864. p. 215—245. Taf. XV u. XVI.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IV.

Alle Figuren unter Anwendung der OBERHÄUSER'schen Kammer gezeichnet.

Fig. 1. Lecquereusia spiralis (Ehrenb.). Gehäuse aus verschieden gestalteten Kieselstäbchen zusammengesetzt. Vergr. 360/1.

Fig. 2. Lecquereusia modesta nov. spec. (cf. p. 101). Gehäuse aus Kieselstäbchen (*St*) und Kieselplättchen (*Pl*), — zum Theil letztere mit centralen Verdickungen (Pl_1) — zusammengesettz. Vergr. 360/1.

Fig. 3. Verschiedene Formen der die Schale von Lecquereusia spiralis zusammensetzenden Kieselbildungen; isolirt und in Wandstücken dargestellt (*m*, *n*, *q*, *r* u. *v*). Vergr. 360/1.

Besonders auffallend sind:

a, Entstehungszustand der Stäbchen im Inneren des Weichkörpers;
c u. *d* erinnern durch perlschnurartiges Aussehen an ihre Entstehung;
g, *o* u. *s*, mehr oder weniger vollkommene Ringformen;
m, langgestreckte dünne Stäbchen in eine homogene Kiesellamelle eingebettet;
n, kleine Stäbchen in eine homogene Kiesellamelle eingebettet, welche durch zarte Netzlinien in einzelne Felder getheilt erscheint;
q, Stäbchen dicht an einander gelagert;
r u. *v*, Stäbchen loser zusammengelagert, so dass die homogene, in Kalilauge lösliche Kittmasse zwischen ihnen hindurch sichtbar wird. Bei *v** eine Diatomee;
y, Stäbchen mit einer kugeligen Anschwellung (cf. auch *u* u. *r*).

Verzweigte Formen in *b*, *e*, *l*, *t*, *w*, *x* u. *z*; geschlängelte Formen in *f*, *p*, *u* u. *y*.

Fig. 4. Wandstück aus einer sehr regelmäßig aufgebauten Schale von Lecquereusia spiralis. Die Stäbchen zeigen keine Unebenheiten, sind von ähnlicher Größe und meist halbmondförmig gekrümmt. Vergr. 400/1.

Fig. 5. Pontigulasia incisa nov. gen. nov. spec. (cf. p. 105). *exSt*, extrathalam aufgespeicherte Steinchen; *Ps*, Pseudopodien; *K*, Schalenkerbe; *SB*, Schlundbrücke. Vergr. 217/1 (cf. Fig. 22—25).

Fig. 6—8. Pontigulasia spiralis nov. gen. nov. spec. (cf. p. 105). Doppelbildungen; jedenfalls aus Konjugation zweier Mutterthiere entstanden (cf. p. 76). Vergr. 217/1.

Fig. 7 mit extrathalamer Aufspeicherung von Gehäusematerial.

Fig. 9. Encystirtes Exemplar von Difflugia elegans Penard, vom Titimoor. Vergr. 540/1. *D*, Deckel aus extrathalam aufgespeicherten Steinchen hergestellt; *C*, Chitinauspolsterung des Gehäuses; *M*, vordere Cystenmembran: *Wk*, Weichkörper; *Nucl*, Kern.

Fig. 10. Difflugia acuminata Ehrenb.; encystirtes Exemplar. *D*, Deckel aus zwei Lamellen bestehend; in Eosin stark roth gefärbt; *Wk*, Weichkörper; *Nucl*, Nucleus; *br.K*, dunkelbraun gefärbte Kittmasse am hinteren Schalenende. Vergr. 217/1.

Fig. 11. Encystirtes Doppelexemplar von Difflugia elegans Penard. *c*, Chitinauskleidung. Vergr. 217/1 (cf. Fig. 9 u. 19).

Fig. 12. Paramedianschnitt durch Pontigulasia compressa nov. gen. nov. spec. *Sb*, Schlundbrücke; *Sch*, Schalenwand; *St*, derselben aufgelagertes Steinchen; St_1, Steinchen, welches innen und außen aus der Schalenwand hervorragt; *Geh*, leeres Gehäuse einer kleineren Difflugie, welches als Baustein benutzt worden ist. Vergr. 360/1.

Fig. 13. Pontigulasia compressa nov. gen. nov. spec. *a*, Ansicht von oben; *b*, Ansicht von der Seite; *Sb*, Schlundbrücke. Vergr. 217/1.

Fig. 14. Difflugia asterisca nov. spec.; zwei Exemplare in Konjugation. $Nucl_1$, größerer Kern des Individuums I, das auch einen größeren Weichkörper (Wk_1) besitzt. *N*, Nahrungsballen; $Nucl_2$, kleinerer Kern des Individuums II mit kleinerem Weichkörper (Wk_2); *Ps*, Pseudopodien.

Fig. 15. Konjugationsexemplar von Difflugia pyriformis Perty. *E*,

plättchenartige Einlagerungen, in Salzsäure unlöslich. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 14. Vergr. 275/1.

Fig. 16. Aus dem Gehäuse freipräparirte Cyste von Difflugia elegans Penard, vom Titimoor. *Z*, Zapfen, welche zwischen die Gehäusesteinchen eingreifen. Vergr. 360/1.

Fig. 17. Difflugia pyriformis Perty mit zwei Kernen. Buchstaben wie bei Fig. 14 u. 15. Vergr. 450/1.

Fig. 18. Kern von Difflugia asterisca nov. spec. Vergr. ca. 1100/1.

Fig. 19. Zwei encystirt gewesene Exemplare von Difflugia elegans Penard, in Konjugation. *Nucl*, die Kerne in beiden Thieren gleich groß; *N*, Nahrungskörper; ?, fragliche Körper. Vergr. 360/1.

Fig. 20. Doppelcyste von Difflugia bacillifera Penard. *N*, Nahrungskörper; *Nucl*, die Kerne in beiden Thieren gleich groß; *D*, in Karmin stark roth gefärbte Cystendeckel. Vergr. 180/1.

Fig. 21. Konjugationspaar von Difflugia globulosa Dujard. Der Kern des Individuums I bewegt sich nach demjenigen von II hin, die beiden Kerne sind annähernd gleich groß. *N*, Nahrungskörper, zum Theil ausgestoßen (N_1); *pS*, perinucleäre Sarkode; ?, fragliche Gebilde frei im Gehäuseraum von *II*; *Geh*, leere Gehäuse kleinerer Difflugien als Bausteine benutzt. Vergr. 260/1.

Fig. 22 *a*, *b*, *c*. Breite, lappige, flechtenartige Pseudopodien von Pontigulasia incisa nov. gen. nov. spec. (cf. p. 105). In Fig. 22 *a* ist auch das Gehäuse von oben gesehen (*Geh*) mitgezeichnet. Vergr. 217/1.

Fig. 23. Einlagerungen aus der perinucleären Sarkode von Pontigulasia incisa. Vergr. ca. 500/1.

Fig. 24. Pseudopodien mit extrathalam aufgespeicherten Steinchen von derselben. Vergr. 217/1.

Fig. 25. Isolirter Kern von derselben. Vergr. ca. 400/1.

Tafel V.

Fig. 1—15 beziehen sich auf Cyphoderia margaritacea Schlumb. Fig. 1—13 sind unter Anwendung des Seibert'schen Objektiv V bei ausgezogenem Tubus mit dem Oberhäuser'schen Zeichenapparat gezeichnet. Vergrößerung 500/1. Die Farben entsprechen den Wirkungen der Methylgrün-Eosin-Mischung.

roth = Sarkode,
grün = aufgenommene Schlammtheilchen (Nahrungsmassen),
gelb = Phäosomen.

Fig. 1. Hinten zugespitzte Schale, deren Vordertheil (*a*) aus kleineren Plättchen zusammengesetzt ist als deren Hinterende (*b*).

Fig. 2. Gehäuse, dessen Hintertheil aus kleinen Plättchen zusammengesetzt ist, dessen Vordertheil aber aus einer homogenen Grundsubstanz besteht, in welcher nur hier und da kleine Plättchen (*Pl*), kaum kenntlich, hervortreten, der aber kleine Phäosomen allenthalben aufgelagert sind; *X*, drei im Weichkörper liegende größere Phäosomen.

Fig. 3. Ein in ihrem Hintertheil etwas verzogenes Gehäuse mit einem Weichkörper im normalen Zustande. *Va*, Vacuolen.

Fig. 4. Konjugationspaare: *I*, das ältere Thier, das längere Zeit hindurch keinen Sprössling erzeugt hat; *II*, ein kurz vorher aus dem Sprossungsvorgang entstammtes Thier; ?, fragliche, stark roth gefärbte Körperchen, vielleicht Chro-

matin. Die Farbe der Phäosomen hat sich zum Theil, wohl durch Wirkung der Pikrinschwefelsäure, dem Protoplasma mitgetheilt.

Fig. 5 wie Fig. 4. *rk*, in Eosin roth gefärbte Kittmasse, zum Zusammenhalt der beiden Schalen abgeschieden nur am unteren Mündungsrand der Schale.

Fig. 6. Erzeugung einer Tochterschale. *B*, Anfangsstadium; *D*, von der Tochterschale abgehobene Deckschicht.

Fig. 7. Folgendes Stadium der Sprösslingsbildung, die Tochterschale *B* ist bereits zum größten Theil fertig gebaut, doch fehlt noch das Hinterende. Letzteres ist gegen den Weichkörper hin trichterförmig nach innen geschlagen und noch im Bau begriffen; man sieht die Plättchen *Pl* in der Wanderung nach der Baustelle begriffen, am weiteren Öffnungstheil des Trichters sind sie schon zu einem Mosaik (Pl_1) zusammengetreten. Der Kern (*Nucl*) befindet sich im Theilungsstadium, Chromosomen lassen sich erkennen. Das Muttergehäuse ist in eine Spitze ausgezogen, an welcher die Plättchen Pl_A dornenartig nach außen abstehen.

Fig. 8 wie Fig. 7, jedoch der Kern noch auf einem früheren Stadium; die Binnenkörper sind verschwunden, ein Gerüstwerk tritt in der sonst homogen erscheinenden Grundmasse des Kerns, wenn auch undeutlich, hervor. *w*, leerer Raum; *kl*, kleeblattähnliche Gebilde.

Fig. 9. Kerne aus verschiedenen Individuen in zwei Größenreihen. In der Reihe *a*, *b*, *c*, *d* hat keine Verschmelzung der Binnenkörper stattgefunden; in der Reihe *A*, *B*, *C*, *D* hat die Zahl der Binnenkörper durch Verschmelzung derselben abgenommen. In Fig. *b* sieht man kleinste Binnenkörper frei in der Kerngrundmasse auftreten, in Fig. *B* und *C* dagegen Verschmelzung von Binnenkörpern.

Fig. 10. Die an einander gelagerten Mündungsränder zweier Schalen während des Knospungsprocesses. *D*, Deckschicht; *Pl*, Schicht der Plättchen. Die Deckschicht greift bei D_1 auf das Tochtergehäuse über, die Plättchenschicht dagegen nicht.

Fig. 11. Phäosomen, einzeln und in Verschmelzungsaggregaten.

Fig. 12. Endstadium des Knospungsprocesses. Die Binnenkörper zeigen in den Kernen längliche Gestalt. Die Xanthosomen liegen in dem Tochtergehäuse *B* hinter dem Kern.

Fig. 13 wie Fig. 12. *Nst*, Nacktstelle der Schale. *Pl*, nicht verbrauchte Plättchen.

Fig. 14. Schalenplättchen durch Eindampfen mit konc. HCl zum Theil isolirt, zum Theil noch im Verbande; *a* von der Breitfläche, *b* von der Kante gesehen. Vergr. 2000/1.

Fig. 15. Verschiedene Cyphoderien mit ihren Schalen künstlich in Berührung gebracht. An den Berührungspunkten werden die Schalen durch deutlich wahrnehmbare Tropfen, welche sich zwischen sie gelagert haben, zusammengehalten.

Fig. 15 *b*. Zwei künstlich zusammengebrachte Cyphoderien im Auseinanderweichen begriffen. Der Berührungstropfen (*Tr*) wird in die Länge gezogen.

Fig. 16. Ein Konjugationspaar *A* u. A_1 von Difflugia elegans Penard erzeugt zwei neue Tochtergehäuse *B* u. B_1; in dem Muttergehäuse A_1 ist eine Cystenmembran *C* sichtbar. Vergr. 540/1.

Beiträge zur Kenntnis der Enchytraeiden und Lumbriciden.

Von

Dr. H. Ude,

Oberlehrer in Hannover.

Mit Tafel VI.

Im Folgenden will ich über eine Reihe von Untersuchungen berichten, die ich in den letzten Jahren an einheimischen Enchytraeiden angestellt habe. Daneben möge hier die Beschreibung einer zwar kleinen, aber interessanten Sammlung nordamerikanischer Regenwürmer Platz finden.

I. Fam. Enchytraeidae.

1. Bryodrilus ehlersi Ude.

Im Sommer 1892 sammelte einer meiner Schüler gelegentlich einer Turnfahrt in den Harz bei Altenau i. H. drei Exemplare einer noch nicht beschriebenen Enchytraeiden-Art. Da mir also nur wenige Exemplare zur Verfügung standen und ich hoffen durfte, im Laufe der Zeit mehr Material zusammenbringen zu können, so gab ich in Nr. 401 des »Zoologischen Anzeigers« vom Jahre 1892 eine vorläufige Mittheilung über die wichtigsten Charaktere der als Bryodrilus ehlersi bezeichneten Art, die sich gleichzeitig als typischer Vertreter einer neuen Gattung erwies. Inzwischen habe ich diese Art in größerer Menge gefunden, so dass ich jetzt die Untersuchungen besser in Angriff nehmen und zum Abschluss bringen konnte.

Bevor ich zur Beschreibung des Thieres übergehe, möchte ich hier noch einige Bemerkungen über die Abtödtungs- und Konservirungsmethode der Enchytraeiden niederlegen. Nach dem Vorgange von Michaelsen habe ich die Thierchen bislang vorwiegend durch Übergießen einer heißen, gesättigten Sublimatlösung getödtet, in der ich

dieselben während etwa 10 Minuten liegen ließ, um sie dann in Alkohol zu übertragen. Wenn sich nun diese Methode auch im Allgemeinen als die beste erwies, so spielt doch dabei der Zufall eine recht große Rolle. In manchen Fällen erhält man zwar ausgezeichnet konservirte Exemplare, bei denen die feinen Wimpern des Darmepithels und vor Allem das Blutgefäßsystem nach Färbung mit Grenacher's alkohol. Borax-Karmin vortrefflich zu erkennen sind. In anderen Fällen — und zwar kommen dieselben leider recht häufig vor — erweist sich diese Abtödtungsmethode als unbrauchbar, denn es sind oft die theilweise sehr zarten Organe schlecht erhalten und die Färbung mit der sonst vortrefflichen Karminlösung misslingt.

Fundorte und Lebensweise. Ich habe Bryodrilus ehlersi außer an jener bereits erwähnten Stelle bei Altenau i. H. noch an folgenden Örtlichkeiten gefunden: auf dem Stöberhai bei Lauterberg im Harz, in der Eilenriede bei Hannover und in den Wäldern bei Calefeld (Prov. Hannover). Die Thiere scheinen ausschließlich oder doch wenigstens vorwiegend unter Moos an alten Baumstümpfen, die noch nicht vollständig vermodert sind, zu leben. So traf ich sie z. B. in den Wäldern bei Calefeld stets in größerer Menge in dem feinen Holzgerölle und dem zarten Moose an, das die stehengebliebenen Baumstümpfe von Buchen bedeckt. Bei zu großer Trockenheit ziehen sich die Thiere in die dünnen Rillen des lockergewordenen Holzes selbst zurück. — Was ihre Beweglichkeit anlangt, so ist dieselbe nur ziemlich gering; sie sind, wenn man sie mit den lebhaften Fridericien vergleicht, verhältnismäßig schwerfällig und ziehen sich bei Berührung langsam in ein Versteck zurück.

Größenverhältnisse und Farbe. Die Thierchen erreichen bei einer Dicke von etwa $1/4$ mm im Allgemeinen eine Länge von 8—12 mm; manche dehnen sich jedoch im lebenden Zustande bis 15 oder 16 mm aus. Die Zahl der Segmente schwankt zwischen 45 und 50. Was die Farbe anlangt, so sind der Vordertheil mit Einschluss des Gürtels und das Hinterende weißlich, während die mittlere Körperpartie schwach gelblich oder, in Folge des durchscheinenden Darminhalts, schmutzig bräunlich erscheint. Im Übrigen ist die Haut vollkommen durchsichtig, so dass man unter der Lupe und dem Mikroskop selbst bei stärkerer Vergrößerung sämmtliche Eingeweide deutlich erkennen kann.

Die Borsten beginnen mit dem zweiten Segmente und gleichen in ihrer Form und Anordnung den Pachydrilus-Borsten. Sie sind also schlank **S**-förmig gebogen und in den fächerförmigen Bündeln liegt

die Biegung der Borsten in der Ebene der Fächer. Die Borsten jeder Seite nehmen in den dorsalen Bündeln von oben nach unten an Länge zu, in den ventralen Bündeln dagegen ab; in Folge dessen kehren je ein dorsales und ventrales Bündel ihre größeren, die beiden ventralen (bez. dorsalen) Bündel dagegen die kleineren Borsten einander zu. — Die Zahl der Borsten beträgt in verschiedenen Bündeln drei, vier, fünf oder vereinzelt auch sechs. Häufig findet man in den dorsalen Bündeln vier, in den ventralen Bündeln fünf Borsten.

Der Gürtel hebt sich durch seine helle Färbung deutlich ab, umfasst das 12. Segment und erstreckt sich auch auf einen Theil der beiden benachbarten Segmente. Er ist mit Drüsen unregelmäßig besetzt, die, am lebenden Thiere von oben gesehen, einen polygonalen Umriss haben, verhältnismäßig klein sind, einen grob gekörnten Inhalt besitzen und unter dem Mikroskop hell und durchsichtig erscheinen.

Der Kopfporus hat eine normale Größe und liegt in der dorsalen Mittellinie zwischen Kopflappen und Kopfring (oder erstem Segment). Er ist sehr leicht auf dorso-ventralen Längsschnitten zu erkennen und kann auch am lebenden Thiere beobachtet werden. So sah ich wiederholt, dass aus demselben die Lymphkörperchen nach außen traten, was offenbar durch den Druck hervorgerufen wurde, der durch das auf dem Thierchen ruhende Deckgläschen entsteht. In solchen Fällen beobachtet man nämlich, dass die Lymphkörper des Vordertheils des Thieres in großer Menge von hinten nach vorn wandern. Der dadurch im Innern entstehende Druck wird offenbar durch Entleerung der Körperchen ausgeglichen. Es hat daher die Ansicht MICHAELSEN's viel Wahrscheinlichkeit für sich, dass nämlich die Kopfporen »als Sicherheitsventile gegen zu starken Druck der Leibesflüssigkeit auf das Gehirn« dienen. — Rückenporen sind nicht vorhanden. Wie MICHAELSEN nachgewiesen hat und ich bereits bestätigt habe, kommen dieselben, so viel wir bis jetzt wissen, nur bei der Gattung Fridericia vor.

Die Lymphkörper, die in der Leibesflüssigkeit suspendirt sind, haben eine scheibenförmige Gestalt; von der Fläche gesehen erscheinen sie kreisrund (Fig. 2*a*), von der Kante gesehen dagegen elliptisch (Fig. 2*b*). Beim lebenden Thiere beobachtet, sehen sie bei schwacher Vergrößerung mehr oder weniger schmutzig bräunlich, bei stärkerer Vergrößerung grünlich punktirt aus. Auf Schnitten durch den Körper des Thieres sind sie durch das Karmin gleichmäßig rosa gefärbt. Immer aber sieht man im Centrum der Zelle einen deutlichen Kern

mit Kernkörperchen, der sich durch Karmin intensiv roth färbt. Die Lymphzellen erreichen einen Flächendurchmesser von 20 μ.

Das Gehirn hat im Allgemeinen eine beutelförmige Gestalt. Fig. 1 stellt einen Oberflächenschnitt desselben dar, den man erhält, wenn man den Vordertheil des Thieres in schräg von hinten nach vorn verlaufende dorso-ventrale Querschnitte zerlegt. Von der Fläche gesehen stellt das Gehirn demnach ein von vorn nach hinten etwas breiter werdendes, regelmäßiges Viereck dar, das annähernd die Form eines Rechtecks hat. Der Hinterrand ist abgerundet, der Vorderrand ist fast geradlinig mit einer kleinen, mittleren Einbuchtung und ähnelt einer {-Klammer. Vorn seitlich entspringen zwei Nerven, von denen jeder dicht hinter der Ursprungsstelle eine Anschwellung bildet und sich darauf in zwei Äste spaltet. Der vordere Ast zieht zur Hypodermis des Kopflappens, tritt, nachdem er sich nochmals gegabelt hat, durch die Muskellage des Leibesschlauches hindurch und setzt sich mit den sehr hohen Hypodermiszellen in Verbindung. Der andere Ast biegt ventralwärts und nach hinten um und bildet mit dem von der anderen Seite kommenden das erste Bauchganglion. Die Ganglienzellen ordnen sich im Gehirn so an, dass sie die vordere, hintere und dorsale Fläche einnehmen und jederseits bis zur ventralen Fläche herabziehen. — Was die Größenverhältnisse des Gehirns anlangt, so fand ich folgende Zahlen: die Länge, vom Vorder- bis zum Hinterrande gerechnet, beträgt 100 μ, die mittlere Breite 64 μ. — Eisen und Michaelsen haben zuerst in dem auf die Geschlechtsorgane folgenden Segmente an dem Bauchstrange von Pachydrilen »flügelförmige Wucherungen« gefunden. Hesse hat dann gezeigt, dass wir es hier mit lang ausgezogenen Hypodermisdrüsenzellen zu thun haben. Solche »Kopulationsdrüsen« (Hesse), die ich bei Pachydrilus pagenstecheri kennen gelernt habe und die nach ihrem Vorkommen und ihrer Form für die Systematik bedeutungsvoll sind, fehlen bei Bryodrilus ehlersi.

Das Rückengefäß entspringt aus dem Darmblutsinus im 12. Segment, also intraclitellial, und bildet eine Reihe herzartiger Anschwellungen, von denen je eine auf ein Segment kommt und die in ihrer Größe von hinten nach vorn abnehmen. Das Blut selbst ist farblos und enthält keine freien Blutkörperchen. An der Stelle, wo das Rückengefäß entspringt, erweitert sich der Blutsinus beträchtlich und bei Bryodrilus fand ich zu beiden Seiten der größeren centralen je eine etwas kleinere Erweiterung. Diese drei Anschwellungen des Blutsinus vereinigen sich mit einander und bilden die erste herzförmige Anschwellung des Rückengefäßes. — Im Dorsalgefäße von

Mesenchytraeen hat MICHAELSEN einen stabförmigen, aus Zellen bestehenden Herzkörper beschrieben. Bei Bryodrilus ist ein solcher Zellstrang nicht vorhanden.

Durch vergleichende Untersuchungen an Stylaria lacustris und Fridericia Ratzelii hat HESSE (2) gefunden, dass der Blutsinus, welcher sich aus einzelnen längsverlaufenden, mit einander kommunicirenden Kanälen zusammensetzt, von einem Endothel umschlossen ist. Er fand nämlich in der dem Darmepithel anliegenden Seite des Sinus kleinere Kerne in Zellen eingebettet und sah, dass auch die Längswände, die die Kanalbildung des Sinus bewirken, aus solchen Zellen bestehen. Ich kann diese Beobachtungen bestätigen und in gewisser Weise ergänzen. Zwar habe ich diese Untersuchungen nicht an Bryodrilus angestellt, da hier die Verhältnisse wegen der Kleinheit zu schwer zu erkennen sind, sondern an Henlea leptodera, Pachydrilus pagenstecheri und anderen Arten, bei denen der Blutsinus sehr stark entwickelt ist. Ich fand nämlich auf Längsschnitten, dass das feine Häutchen, welches den Blutsinus umschließt, sowohl an derjenigen Seite, die dem Darmepithel anliegt, wie auch an jener, die an die Muskelschicht anstößt, aus Zellen mit Kernen besteht, deren Längendurchmesser im Allgemeinen mit der Längsachse des Blutgefäßes zusammenfällt. Dabei erkannte ich weiterhin, dass die Zellen mehr oder weniger weit in das Lumen des Blutsinus hineinragen. Auch auf Querschnitten habe ich die Kerne der Endothelzellen gut erkennen können und ebenfalls gesehen, dass die die Kanäle des Sinus umschließenden Wände von solchen Zellen gebildet werden. Es ist also unzweifelhaft, dass die Wand des gesammten Blutsinus und seiner Kanäle von einem Endothel gebildet wird. — Weiterhin findet man, wie ich das besonders gut auf Querschnitten durch Pachydrilus pagenstecheri erkennen konnte, in den herzartigen Anschwellungen des Rückengefäßes kleine, deutlich begrenzte Zellen. Demnach wird auch das Rückengefäß von einem Endothel umschlossen, das eine direkte Fortsetzung von demjenigen des Blutsinus ist. Nach der Leibeshöhle zu ist dieses Endothel noch von den sehr dünnen Zellen des Peritoneums überzogen. Ich will noch bemerken, dass MICHAELSEN die Endothel- und Peritonealzellen des Rückengefäßes in seiner Arbeit »Enchytraeiden-Studien« (Fig. 1 *e* und 3 *b*) abgebildet hat. An einzelnen Stellen findet man weiterhin, dass von der Wandung des Rückengefäßes in das Lumen hineinragende Zellen hervorspringen, an denen NUSBAUM im lebenden Thiere eine Art pendelnde Bewegung beobachtet hat. Ob diese Zellen, wie MICHAEL-

SEN bereits früher angedeutet hat und NUSBAUM annimmt, die Blutkörperchen vertreten, lasse ich dahin gestellt. Dagegen scheint es mir sicher, dass sie nichts Anderes als weit in das Lumen hervorspringende Endothelzellen sind. Einmal spricht dafür, dass sich diese Zellen mit Karmin gerade so färben, wie die eigentlichen Endothelzellen und außerdem kann man stets zwischen den niedrigsten Endothelzellen und den am weitesten in das Rückengefäß hineinragenden Zellen alle möglichen Zwischenstufen beobachten.

Der Darmkanal hat im Allgemeinen einen normalen Bau. Auf die Mundhöhle, in der sich von der ventralen Fläche die Geschmackslappen erheben, folgt der Schlund mit dem Schlundkopf, einer starken Verdickung des dorsalen Schlundepithels. Hieran schließt sich die Speiseröhre, die allmählich, ohne scharfe Abgrenzung in den weiteren Magendarm übergeht. Was die Anhangsorgane anlangt, so liegen im vierten, fünften und sechsten Segmente die Septaldrüsen, die eine normale Gestalt haben und von vorn nach hinten an Größe zunehmen. Wie HESSE nachgewiesen hat, bestehen dieselben aus Bündeln einzelliger Drüsen, die außerordentlich lang ausgezogen sind und durch das Schlundkopfepithel hindurch in den Schlund münden. Man kann diese äußerst feinen Ausführungsgänge an den punktförmigen Erweiterungen, die kurz vor der Einmündung in den Schlund liegen, erkennen. Dicht hinter dem Schlundkopf münden in den Schlund zwei sehr kleine birnförmige Körper, an denen ich kein Lumen erkennen konnte, die vielmehr von Zellen erfüllt sind. Ich halte dieselben für stark rudimentäre Speicheldrüsen. — Zwischen den Septaldrüsen des fünften und sechsten Segmentes und zwar im sechsten Segmente (nicht im siebenten Segmente, wie in der vorläufigen Mittheilung angegeben) münden in den Darmkanal vier Darmtaschen ein. Dieselben sind mehr oder weniger kegelförmig und ihr breiteres Vorderende ist seitwärts mit dem Darmkanal verwachsen, während ihre abgerundete Spitze nach hinten frei in die Leibeshöhle ragt. Sie sind in gleichen Abständen rings um den Darmkanal angeordnet, so dass man ein dorso-laterales und ein ventro-laterales Paar unterscheiden kann. Die Wand der Taschen besteht aus einem gefalteten Epithel, das vom Blutsinus umspült ist; ihr Lumen ist ziemlich klein und mündet mit relativ weiter Öffnung in den Darmkanal. Fig. 4 stellt einen Querschnitt durch die Einmündungsstelle der Darmtaschen in den Darmkanal dar. Deutlich hebt sich durch seine regelmäßige Anordnung der Zellkerne das Darmepithel ab, während in den Darmtaschen die Kerne der Epithelzellen, deren Grenzen schwer zu erkennen sind,

unregelmäßig und zerstreut liegen. Ein Unterschied zwischen den beiden Epithelschichten besteht auch darin, dass die Epithelzellen des Darmes bewimpert sind, während diejenigen der Darmtaschen keine Cilien tragen. Davon habe ich mich sowohl auf Schnitten, wie auch am lebenden Thier überzeugen können. Der Blutsinus, der den Darm umspült, tritt, wie auch Fig. 4 zeigt, direkt auf die Darmtaschen über und die Blutbahnen verlaufen hier so, dass sie sich theilweise von der Peripherie her tief zwischen die Epithelzellen einsenken. Fig. 5 stellt einen weiter nach hinten durch den Darmkanal etwas schräg gelegten Querschnitt dar, der die Loslösung der Taschen vom Darmkanal demonstrirt. — Deutlich erkennt man die Form und den Bau der Taschen auch auf Längsschnitten. So zeigt Fig. 6 den Durchschnitt durch eine dorsale und ventrale Tasche und lässt erkennen, dass das Lumen der Taschen verhältnismäßig klein ist und, in Folge der Faltenbildung der starken Epithelschicht, einen unregelmäßigen Verlauf hat. Während nun, wie auch Fig. 6 zeigt, der Blutsinus der Darmanhänge sowohl nach hinten wie auch nach vorn direkt mit dem Darmblutsinus in Verbindung steht, tritt das Rückengefäß mit den Darmtaschen nicht unmittelbar in Beziehung. Es entspringt, wie oben gezeigt wurde, im zwölften Segmente und verläuft dann nach vorn auf der dorsalen Mittellinie des Darmes entlang, wobei es, wie Fig. 4 und 5 erläutern, zwischen den Darmtaschen hindurchzieht. Nun hat bereits MICHAELSEN nachgewiesen, dass das Rückengefäß in seinem weiteren Verlaufe nach vorn an einzelnen Stellen mit dem Blutsinus wieder durch kurze unpaare Kanäle in Kommunikation tritt. Ich kann das für Bryodrilus bestätigen und fand z. B. regelmäßig einen solchen Verbindungskanal zwischen Rückengefäß und Darmblutsinus unmittelbar hinter der Einmündungsstelle der Darmtaschen. Damit stehen die Blutbahnen der dorsalen Darmtaschen und das Rückengefäß durch den Darmblutsinus und jenes Kanälchen mit einander in Verbindung. Ich möchte hier noch bemerken, dass sich das Rückengefäß wegen des Vorhandenseins der unpaaren Verbindungsgänge auffassen lässt als einer von jenen Längskanälen, aus denen sich der Darmblutsinus zusammensetzt, der sich aber aus dem Verbande mit dem Darm losgelöst hat.

Die Segmentalorgane (Fig. 3) bestehen aus einem kleinen trichterförmigen Anteseptale (*as*) und einem bedeutend größeren, platten, ovalen Postseptale (*ps*), an dessen schmaler Seite dicht hinter dem Dissepiment (*d*) der Ausführungsgang entspringt. Der das Segmentalorgan durchziehende Kanal beginnt im Anteseptale mit trichter-

förmiger, bewimperter Offnung; seinen weiteren Verlauf im Postseptale mit Sicherheit festzustellen ist mir bis jetzt nicht gelungen. BOLSIUS ist der Meinung, dass der Kanal beim Eintritt in das Postseptale sich gabelt und dass die Fortsetzungen dieser Gänge ein reich verzweigtes Kanalsystem bilden. Ich habe mich hiervon nicht überzeugen können, sondern bin vielmehr der Ansicht geworden, dass der ins Postseptale tretende Kanal unverzweigt, aber in äußerst dicht an einander liegenden, schraubenförmig verlaufenden Windungen das ganze Postseptale bis ans Hinterende durchzieht, dann umkehrt, um im gleichen Verlaufe zu dem seitlich entspringenden Ausführungsgange zu gelangen. Stets habe ich nämlich auf Schnitten beobachtet, dass die kurzen Strecken des Kanals, die auf Längsschnitten getroffen werden, die Tendenz jener schraubenförmigen Windungen zeigen. Zu dieser Ansicht bin ich auch besonders durch die charakteristischen Segmentalorgane der Mesenchytraeen geführt, bei denen von einer Anastomosenbildung nichts zu sehen ist. — Was den Verlauf des Kanals im Ausführungsgange anlangt, so ist derselbe bereits vor BOLSIUS durch VEJDOVSKÝ und MICHAELSEN genau beschrieben. Der Kanal verläuft hier nämlich in schwachen Windungen und bildet kurz vor seinem Ende eine blasenförmige, oder, wie MICHAELSEN sagt, vorhofartige Erweiterung (vgl. auch MICHAELSEN, Über Enchystraeus Moebii etc., Taf. III, Fig. 5). MICHAELSEN fügt hinzu, dass dieselbe nicht bei allen Enchytraeiden dicht vor der Öffnung liegt; denn er fand sie bei Pachydrilus beumeri sehr hoch im Ausführungsgange. »Diese Erweiterung hat wahrscheinlich denselben Zweck wie die Endblase, die VEJDOVSKÝ von Anachaeta bohemica beschreibt, nämlich, die auszuführenden Stoffe zu sammeln.« — Darin kann ich die Beobachtungen von BOLSIUS bestätigen, dass nämlich der Ausführungskanal nach innen vom Epithel der Körperwand und zwar mit der Ringmuskelschicht aufhört, dass also die Öffnung in der Hypodermis nicht vom Segmentalorgan selbst, sondern von den Hypodermiszellen gebildet wird (Fig. 3). — VEJDOVSKÝ und MICHAELSEN sind der Ansicht — und ich habe mich derselben früher angeschlossen —, dass der Kanal die Zellen des Segmentalorgans durchbohrt. Ich muss gestehen, dass es mir bis jetzt nicht gelungen ist, sichere Beobachtungen anzustellen, die für oder gegen diese Ansicht sprächen. Indessen fand ich wiederholt Strecken des Kanals so scharf begrenzt, dass ich schon desshalb an jener Meinung zweifeln möchte.

Was die Geschlechtsorgane von Bryodrilus anlangt, so sind dieselben folgendermaßen gebaut. Die Hoden entwickeln sich als

Wucherungen am Dissepiment X/XI und bilden massige Säcke. Besondere Samensäcke fehlen. Die Samentrichter (Fig. 7) liegen im elften Segment, erscheinen hell, sind ziemlich klein und etwa dreimal so lang als breit. Die Samenleiter sind lang und vielfach unregelmäßig zusammengelegt und beschränken sich in ihrer Ausdehnung auf das zwölfte Segment, in dem sie auch nach außen münden. Die Ovarien entwickeln sich am Dissepimente XI/XII. Ein Eiersack ist nicht vorhanden. Die kurzen Eileiter treten im dreizehnten Segmente nach außen. Die Samentaschen (Fig. 8) liegen im fünften Segmente. Jede derselben stellt einen langen, schlanken Kanal dar, der eine je nach dem Füllungszustande mehr oder weniger starke eiförmige Erweiterung besitzt, hinter welcher sich der Gang fortsetzt. Die beiden Samentaschen verlaufen schräg von vorn nach hinten in die Höhe, verwachsen dorsal mit einander und bilden einen gemeinsamen Kanal, der mit dem Darm verwächst, sich mehr und mehr tief in das Darmepithel einsenkt und im sechsten Segment — an der Einmündungsstelle der Darmtaschen — mit dem Lumen des Darmes kommunicirt. In Fig. 4 sieht man den Durchschnitt dieses Kanals als kleine Öffnung im dorsalen Theile des Darmepithels.

Gattung Bryodrilus.

Diagnose: Borsten S-förmig gebogen. Kopfporus zwischen Kopflappen und Kopfring; Rückenporen fehlen. Speiseröhre geht allmählich in den Magendarm über. Blut farblos. Rückengefäß entspringt intraclitellial und ist ohne Herzkörper. Speicheldrüsen rudimentär. Lymphkörper scheibenförmig. Gehirn vorn mit medianer kleiner Einbuchtung, hinten abgerundet. Bauchstrang ohne Kopulationsdrüsen. Hoden massig. Samentaschen mit dem Darm verwachsen. Segmentalorgane wie bei Enchytraeus Mich.

Species: Bryodrilus ehlersi.

Meist drei bis fünf, selten sechs Borsten. Samentaschen schlauchförmig, gegen das Ende hin eiförmig erweitert. Darmkanal im sechsten Segmente mit vier nach hinten gerichteten Darmtaschen.

Stellung im System. Bryodrilus gehört zur Gruppe derjenigen Enchytraeiden mit S-förmigen Borsten, deren Rückengefäß keinen Herzkörper besitzt und deren Speiseröhre allmählich in den Magendarm übergeht, steht also den Gattungen Pachydrilus (Clap.) Mich. und Marionia Mich. nahe. Ein wesentlicher Unterschied besteht jedoch darin, dass diese Gattungen gelbes oder rothes Blut haben, während dasjenige von Bryodrilus farblos ist.

2. Über die Darmtaschen der Enchytraeiden.

Im Anschluss an die Beschreibung der Darmtaschen von Bryodrilus ehlersi will ich hier auf die sog. Chylustaschen der Enchytraeiden etwas näher eingehen und zunächst eine kurze Übersicht über das Vorkommen und den Bau der Darmtaschen geben. — Bei Buchholzia appendiculata Buchh. setzt sich im siebenten Segment die Speiseröhre vom Magendarm scharf ab und an dieser Stelle entspringt vom Magendarm ein in der dorsalen Medianlinie liegender, nach vorn gerichteter, blindsackartiger Divertikel, der, wie auch die Abbildung MICHAELSEN's (Über Chylusgefäßsysteme, Fig. 8) zeigt, durch Verwachsung von zwei Anhängen entstanden ist. Ähnlich ist der Darmanhang von Buchholzia fallax Mich. (MICHAELSEN, Enchytraeiden-Studien, Fig. 4) gebaut, nur mit dem Unterschiede, dass derselbe keine mediane Längseinschnürung zeigt und mit dem Ösophagus fest verwachsen ist. An der Spitze dieser Divertikel entspringt aus dem Blutsinus das Rückengefäß. Bei Henlea leptodera, Henlea nasuta und Henlea ventriculosa ist die Speiseröhre im achten Segment vom Magendarm scharf abgesetzt und an dieser Stelle entspringen am Darm von H. leptodera und nasuta zwei nach vorn frei in die Leibeshöhle ragende, bei H. ventriculosa vier nach vorn gerichtete und mit der Speiseröhre verwachsene Darmtaschen. Das Rückengefäß entspringt an der Basis der Taschen aus dem Blutsinus. Bemerkt sei hier, dass sich auch bei Henlea dicksonii die Speiseröhre vom Magendarm scharf absetzt, ohne dass hier eine Taschenbildung vorhanden ist. Ich habe von diesem Verhalten des Darmkanals in Fig. 9 eine Abbildung gegeben. — Bei Bryodrilus ehlersi geht die Speiseröhre allmählich in den Magendarm über und besitzt vier frei nach hinten in die Leibeshöhle ragende Darmtaschen. — Allen Taschen ist folgender Bau gemeinsam: es sind Ausstülpungen des Darmkanals mit mehr oder weniger reicher Faltenbildung des Epithels; der Blutsinus des Darmes geht direkt auf die Taschen über. Dagegen kommen folgende Unterschiede vor. Bei den Henleen und Buchholzien ist die Speiseröhre vom Magendarm scharf abgesetzt; bei Bryodrilus gehen diese beiden Abschnitte des Darmkanals allmählich in einander über. Bei Henleen und Buchholzien entspringt das Rückengefäß an der Basis bezw. der Spitze der Divertikel aus dem Blutsinus, bei Bryodrilus liegt der Ursprung des Rückengefäßes weit hinter der Ansatzstelle der Darmanhänge. Bei Henleen und Buchholzien sind die Darmanhänge nach vorn, bei Bryodrilus nach

hinten gerichtet. — Bezüglich der Funktion dieser Darmtaschen ist MICHAELSEN der Ansicht, dass sie Chylus aufsaugende Organe sind.

In seinen »Untersuchungen über Enchytraeus moebii Vejd. und andere Enchytraeiden« schreibt MICHAELSEN: »Bei diesem Wurm (nämlich Fridericia leydigii) verdickt sich am Ende des dreizehnten Segments die Darmwandung und zwar dadurch, dass sich das Epithel in regelmäßige, längsverlaufende Falten legt. Die Falten pressen sich fest an einander.« Ferner sagt er: »Das Interessanteste ist aber, dass das Epithel hier außerdem von einem System feiner Kanälchen durchzogen ist, die mit dem Darmlumen kommuniciren. Diese Kanälchen bilden äußerst regelmäßige Bögen und Schleifen und geben sowohl an Querschnitten wie an Längsschnitten hübsche, zierliche Bilder. Sie treten nahe an die Blutsinuskanäle heran, laufen eine Strecke neben ihnen her und biegen sich dann wieder von ihnen ab. Wir haben es hier zweifellos mit einem Chylusgefäßsystem zu thun.« In seiner späteren Arbeit: »Über Chylusgefäßsysteme bei Enchytraeiden« beschreibt er dieselben Bildungen im Darmkanal von Fridericia hegemon und Fridericia tenuis und giebt Abbildungen von seinen Untersuchungen. Er fügt ergänzend hinzu: »Die Chylusgefäße durchbohren die Zellen des Darmepithels . . . .«. Auch für Anachaeta bohemica Vejd. giebt MICHAELSEN in seiner Synopsis der Enchytraeiden das Vorhandensein von durchbohrten Darmepithelzellen an.

Zunächst kann ich bestätigen, dass das Epithel des Magendarmes hinter dem Clitellum, z. B. von Fr. galba ebenfalls in Längsfalten gelegt ist, die zwar auch eng an einander liegen, aber doch nicht so stark zusammengepresst sind, dass nicht sehr schmale, dünne Lücken zwischen ihnen sind. Auf Längsschnitten durch diesen Darmtheil habe ich dann genau dieselben zierlichen Bilder gesehen, die durch regelmäßige, bogen- und schleifenförmig verlaufende Kanälchen entstehen. Mit Sicherheit habe ich mich nun aber überzeugt, dass wir es hier nicht mit durchbohrten Darmepithelzellen zu thun haben; die Bilder sind vielmehr Kunstprodukte. Wie schon gesagt, liegen die Epithelfalten nicht so fest an einander, dass sie nicht schmale Lücken zwischen sich ließen; weiterhin verlaufen die Falten und die dazwischen befindlichen Lücken nicht in gerader Linie und auch nicht vollkommen parallel. Durchschneidet man nun einen solchen Faltenkomplex, so wird man besonders da, wo er etwas schräg getroffen ist, naturgemäß zwischen den Epithelzellen jene Lücken als kreisrunde oder bogen- und schleifenförmige Kanälchen treffen und, da die Zell-

grenzen nur äußerst zart sind, der Ansicht zuneigen können, dass man es mit Durchbohrungen der Zellen zu thun habe. Nun findet man aber auf einem solchen Schnitte auch Stellen, bei denen die neben einander liegenden Epithelfalten breitere Lücken zwischen sich lassen. Denken wir uns nun einmal diese enger zusammengepresst, so wird genau dasselbe Bild jener schleifenförmigen Kanälchen entstehen. Ich betone noch, dass ich jene bogenförmigen Kanälchen nur da finde, wo eine stärkere Schicht von Epithelfalten durchschnitten ist, während ich sie da vermisse, wo das Darmepithel in seiner eigentlichen Dicke getroffen wird. Daraus geht unzweifelhaft hervor, dass jene Kanälchen nur durch die Faltenbildung des Epithels zu Stande kommen und dass es intercellulär verlaufende Kanälchen sind. Auch auf Querschnitten habe ich feststellen können, dass die Kanälchen zwischen den Epithelzellen verlaufen. Um jedoch möglichst sicher zu gehen, habe ich Zupfpräparate gemacht. Ich habe den in Frage stehenden Theil des Darmkanals sowohl von konservirten wie auch von lebenden Thieren (Fr. galba) herauspräparirt und zerzupft. Besonders an den von frischem Material erhaltenen Epithelzellen konnte ich feststellen, dass von einer Durchbohrung der Zellen nirgends etwas zu bemerken war. Selbst nach Färbung mit GRENACHER's Boraxkarmin habe ich keine »Chyluskanäle« nachweisen können. Zwar habe ich hier und da bei Zellen, die noch im Verbande mit einander waren, Kanälchen gesehen, ich habe mich aber auch überzeugen können, dass dieselben zwischen den Zellen, deren Wände zu erkennen waren, verlaufen. — Nach diesen Thatsachen und Erwägungen muss ich das Vorhandensein von durchlöcherten Darmepithelzellen entschieden in Abrede stellen.

Nach MICHAELSEN soll auch das Epithel in der Darmtasche von Buchholzia appendiculata aus Zellen mit sog. Chyluskanälen bestehen. Ich habe mich hiervon nicht überzeugen können, bin vielmehr der Ansicht geworden, dass wir es auch hier mit intercellulär verlaufenden Kanälen zu thun haben. Dafür spricht schon die Thatsache, dass einzelne dieser Kanäle eine ganz beträchtliche Weite besitzen und desshalb schon gar nicht den Eindruck von Durchbohrungen von Zellen machen. Auch folgende Erwägung spricht gegen MICHAELSEN's Ansicht. MICHAELSEN hatte die Freundlichkeit, mir ein Präparat von Längsschnitten durch Henlea nasuta zuzusenden. Ich konnte mich überzeugen, dass das Epithel der Darmtaschen dieser Thiere in mehr oder weniger kegelförmige oder cylindrische Falten gelegt ist, die weit in das Lumen der Taschen hervorragen. Dabei sah ich dann an verschiedenen

Stellen wieder feine, im Epithel verlaufende bogenförmige Kanäle. Auch MICHAELSEN hat dieselben auf Querschnitten gesehen, wie Fig. 1 seiner Synopsis zeigt; mit Recht bezeichnet er sie aber nicht als Chyluskanäle, da es unzweifelhaft Theile des Darmtaschenlumens sind. Denken wir uns nun einmal die kegelförmigen oder cylindrischen Falten so außerordentlich stark entwickelt, dass sie fast den ganzen Hohlraum der Darmtasche erfüllen und nur sehr schmale Lücken zwischen sich lassen, so wird man auf Schnitten Bilder bekommen, wie sie MICHAELSEN in seiner Arbeit »über Chylusgefäßsysteme« von Buchholzia appendiculata in Fig. 7, 8 und 9 darstellt. Da ferner in diesen Epithelien die Zellgrenzen fast gar nicht zu erkennen sind, so kann man der Meinung werden, dass die Kanäle die Zellen durchbohren. — Diese Erwägungen führen mich zu der Überzeugueg, dass auch in den Epithelzellen der Darmtasche von Buchh. appendiculata keine Chyluskanäle vorkommen und dass die Darmtasche ähnlich gebaut ist wie die Darmanhänge der Henleen, nur dass hier die Faltenbildung des Epithels ein Maximum der Entwicklung erreicht hat. Dasselbe gilt für die Darmtasche von B. fallax (MICHAELSEN, Enchytraeiden-Studien, Fig. 4).

In seiner 1895 erschienenen Arbeit: »Zur Kenntnis der Oligochaeten« giebt MICHAELSEN folgende Definition: »Chylustaschen sind paarige (Ocnerodrilus u. a.) oder unpaarige (Endrilus u. a.) Anhänge des Ösophagus, deren Lumen mit dem des Ösophagus kommunicirt; sie sind von zahlreichen Blutbahnen durchzogen; diese letzteren sammeln sich an dem nach vorn gerichteten, vom Ösophagus abstehenden Pole und gehen hier in ein nach vorn verlaufendes, kräftiges Blutgefäß über.« Von den Enchytraeiden werden dann die Darmdivertikel der Buchholzien als Beispiel angeführt, während von den Henleen nicht mehr die Rede ist. Ich kann mir nun nicht ohne Weiteres denken, dass die Darmtaschen von Henlea eine andere Funktion haben, als diejenigen der Buchholzien; denn dass bei jenen das Rückengefäß an der Basis der Taschen, bei diesen an deren Spitze aus dem Blutsinus hervorgeht, ist schließlich kein wesentlicher Unterschied und zwingt noch nicht zur Annahme eines Funktionswechsels. Es lassen sich auch leicht diese Darmanhänge auf einander zurückführen und um das zu zeigen, mögen hier folgende Erörterungen Platz finden. Rücken nämlich die beiden seitlichen Taschen von Henlea leptodora und nasuta dorsal mehr und mehr zusammen und verwachsen mit einander, so bekommen wir ein Verhältnis, wie es Buchh. appendiculata zeigt, bei der ja die scheinbar unpaarige Darmtasche aus zwei

Theilen besteht (MICHAELSEN, Chylusgeräßsysteme, Fig. 8). Geht diese Verwachsung noch weiter und verwachsen die verschmolzenen Divertikel gleichzeitig mit dem Darmkanal, so führt das zu einer Ausbildung, wie sie Buchh. fallax zeigt (MICHAELSEN, Ench.-Studien, Fig. 4*c*). Es ist nun durchaus natürlich, dass sich mit dieser Verschmelzung der Darmtaschen auch der Ursprung des Rückengefäßes verschiebt, dass es also nicht am Grunde, sondern an der Spitze des Divertikels entspringt. — Wie verhalten sich dazu nun die Taschen von Bryodrilus? Da bei Bryodrilus das Rückengefäß weit hinter den Darmtaschen entspringt, so ist offenbar der Ursprung desselben nicht von der Lage der Divertikel abhängig. Da ferner selbst bei Henlea dicksonii, die keine Darmtaschen besitzt, das Rückengefäß an der Einmündung der engen Speiseröhre in den weiten Magendarm entspringt, so scheint es, als ob mit einer scharfen Sonderung dieser beiden Abschnitte des Darmkanals gleichzeitig ein Vorrücken der Ursprungsstelle des Rückengefäßes verbunden sei. Denken wir uns nun einmal, dass bei Bryodrilus an der Einmündungsstelle der Darmtaschen eine dünne Speiseröhre scharf vom weiten Magendarm abgesetzt sei — so wie es bei Henleen vorkommt — so werden sich naturgemäß die freien Divertikelenden nach vorn umschlagen und sich so anordnen, wie es bei H. ventriculosa der Fall ist, wobei sie dann auch — was jedoch nebensächlich ist — mit dem Ösophagus verwachsen können. Damit würde aber, wie oben an H. dicksonii gezeigt ist, gleichzeitig ein Vorrücken der Ursprungsstelle des Rückengefäßes verbunden sein. Rechnen wir dazu, dass es nur ein Schritt weiter in dieser Entwicklung ist, wenn die Divertikel dorsal rücken und mit einander verwachsen und wenn das Rückengefäß nicht an der Basis, sondern an der Spitze der Darmanhänge entspringt, so haben wir von Bryodrilus durch Henlea hin zu Buchholzia einen engen Zusammenhang. — Ich glaube nun annehmen zu dürfen, dass diese Organe bei Bryodrilus die einfachere, ursprüngliche Ausbildung aufweisen. Nach Bau, Lage und Richtung zu urteilen, können wir aber die Darmtaschen von Bryodrilus nicht als aufsaugende Organe in Anspruch nehmen; sie machen viel eher den Eindruck sekretorischer Organe. Demgemäß halte ich auch die durchaus homologen Organe von Henlea und Buchholzia nicht für Chylus aufsaugende Einrichtungen, da es mir durch nichts berechtigt scheint, für die homologen Darmtaschen der Enchytraeiden ungleiche Funktionen anzunehmen. Ich bin dieser Überzeugung um so mehr, als die von MICHAELSEN beigebrachten Gründe für seine Ansicht nicht stichhaltig sind.

MICHAELSEN wurde zur Aufstellung seiner Hypothese auch durch die Darmbewegungen von Buchh. appendiculata angeregt und er schreibt: »Die Chylustaschen sind pulsirende Organe; ihre Pulsation verläuft — und das ist meiner Ansicht nach das Entscheidende in dieser Frage — in der Richtung von der Basis nach dem vom Ösophagus abstehenden Pole. Das können keine absondernden Organe sein; es wäre widersinnig anzunehmen, dass hier eine Stoffbewegung stattfindet entgegen der Pulsationsrichtung.« Thatsächlich kann man bei B. appendiculata beobachten, dass sich »die Kontraktionen des Magendarmes wellenförmig von hinten nach vorn wälzen« und dass dann »am Vorderende angelangt, die Kontraktionswelle (nicht auf den Ösophagus, sondern) geradenwegs auf den Darmdivertikel übertritt und denselben von der Basis bis zur Spitze durchzieht, um dann auf das daselbst entspringende Rückengefäß überzugehen«. Ganz abgesehen davon, dass wir von solchen Kontraktionen der Darmtaschen bei Henlea und Bryodrilus nichts bemerken, scheint es mir unter gewissen Bedingungen durchaus nicht widersinnig zu sein, anzunehmen, dass eine Stoffwanderung in entgegengesetzter Richtung der Pulsation statthaben kann. Vergleichen wir einmal den Darmdivertikel von B. appendiculata mit einer thierischen Blase, die eine enge Öffnung hat. Füllen wir eine solche Blase mit Wasser und üben nun, von der Öffnung ausgehend einen die Blase kreisförmig umfassenden Druck aus, so wird ohne Zweifel, wenn die Öffnung nicht vollständig geschlossen wird, die Flüssigkeit ausfließen. Da nun für den Darmdivertikel nicht nachgewiesen und da es nach meinen Beobachtungen an lebenden Thieren sogar unwahrscheinlich ist, dass seine Öffnung geschlossen wird, wenn die Kontraktionswelle über ihn hinwegzieht, so wird auch hier bei den Pulsationen, zumal wenn sich dieselben verhältnismäßig schnell folgen, die in ihm enthaltene Flüssigkeit ausströmen. Dass sich an das Hinterende ein Gefäß ansetzt, ist dabei ohne Einfluss, da die Tasche an sich durchaus eine Blase darstellt. Mit derselben Wahrscheinlichkeit, die für die MICHAELSEN'sche Ansicht zu sprechen scheint, hat demnach auch die entgegengesetzte Meinung Berechtigung.

Auch die Ansicht MICHAELSEN's, dass der Chylus durch die Kontraktionswelle des Darmes nach vorn, die festen Bestandtheile durch die Wimperbewegung des Darmepithels nach hinten geschafft werden sollen, entbehrt der sicheren Beobachtung und erscheint mir nicht berechtigt zu sein. Ich glaube vielmehr, dass die von hinten nach vorn verlaufenden Kontraktionswellen des Darmkanals einzig und allein dazu dienen, das Blut aus dem Blutsinus in das Rückengefäß und in

diesem entlang nach vorn zu treiben, während vielleicht die Wimpern des Darmepithels den gesammten Darminhalt allmählich von vorn nach hinten treiben.

So lange demnach nicht durch geeignete Experimente direkt nachgewiesen ist, dass die Darmtaschen Chylus aufnehmen, kann ich auch die Ansicht Michaelsen's nicht für berechtigt halten. Ob andererseits meine Annahme, dass die Darmtaschen sekretorische Organe sind, richtig ist, muss ich dahingestellt sein lassen. Wie in manchen Fällen, so müssen wir uns vorläufig auch hier damit begnügen, den Bau der Organe erkannt zu haben.

Zum Schluss will ich noch bemerken, dass ich versucht habe, die Thiere mit Karmin und Methylenblau zu füttern, um feststellen zu können, ob wirklich Substanzen in die Darmdivertikel eindringen. Bis jetzt bin ich dabei leider zu keinem sicheren Resultat gelangt.

II. Über Regenwürmer aus Nordamerika.

Vor Kurzem erhielt das Provinzial-Museum in Hannover auf meine Bitte von Herrn E. A. Gieseler aus Savannah Ga in Nordamerika eine kleine Sammlung Regenwürmer, unter denen sich eine neue Allolobophora-Art befand. Ich spreche Herrn Gieseler auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aus.

Weiterhin übersandte mir Herr Dr. Michaelsen in Hamburg nordamerikanische Regenwürmer und überließ mir dieselben zur Untersuchung und Beschreibung. Auch ihm bin ich daher zu Dank verpflichtet. Da ich bei Bearbeitung dieser Thiere auf einen von mir früher beschriebenen Regenwurm (Geodrilus singularis) zurückgreifen musste, so benutze ich die Gelegenheit, um meine erste Beschreibung zu berichtigen und zu vervollständigen.

1. Über die Gieseler'sche Sammlung.

Wie Michaelsen in seiner Arbeit über die Regenwurm-Fauna von Florida und Georgia einleitend bemerkt, gehört Georgia in Bezug auf die Regenwurm-Fauna zu dem großen, cirkumpolaren, durch die Familie Lumbricidae charakterisirten Gebiet: Sibirien-Europa-Nordamerika. Das wird für Georgia durch die mir von Herrn E. A. Gieseler übersandte Sammlung bestätigt. Dieselbe besteht nämlich aus folgenden Arten:

Allolobophora caliginosa Sav. subsp. trapezoides Dugès,
Allolobophora foetida Sav.,

Allolobophora rosea Sav.,
Allolobophora gieseleri nov. spec.,
Perichaeta indica Horst.

Bezüglich der P. indica bin ich mit Michaelsen der Ansicht, dass der Fund derselben nicht maßgebend ist für die Charakteristik der Regenwurm-Fauna Nordamerikas, da dieselbe »ein häufig verschleppter Wurm ist, dessen eigentliche Heimat wohl Japan ist, der aber auch in Java und auf den Azoren vorkommt und ein nicht seltener Gast in den Warmhäusern der botanischen Gärten europäischer Städte ist«.

Allolobophora gieseleri nov. spec.

Diese neue Art steht mir in einer größeren Anzahl gut konservirter Thiere zur Verfügung. Herr E. A. Gieseler hat dieselben bei Savannah Ga gesammelt und im Juni 1895 dem Provinzial-Museum zu Hannover zugesandt.

Äußeres.

Die in Alkohol konservirten Thiere haben durchschnittlich eine Länge von 55 mm bei einem Dickendurchmesser von 3 bis $3^1/_2$ mm. Sie sind im Allgemeinen drehrund, nur ventral etwas abgeplattet; nach hinten zu erscheinen sie mehr oder weniger deutlich vierkantig. Sie bestehen aus etwa 110 Segmenten. Der Rücken und die dorsale Hälfte der seitlichen Körperpartie sind (besonders vor dem Clitellum) schwach röthlich gefärbt und besitzen schwach bläulichen Schimmer; der übrige Körpertheil wie auch der ganze Kopflappen und das Clitellum sind farblos.

Der Kopflappen ist abgerundet, theilt den Kopfring etwa $^1/_3$ und ist nach hinten nicht scharf begrenzt.

Die Borsten beginnen mit dem zweiten Segmente und stehen paarig. Dicht hinter dem Clitellum betrug bei einem Exemplare der zwischen den dorsalen Borstenpaaren liegende Rückentheil $6^1/_2$ mm, der laterale Zwischenraum $2^1/_4$ mm und der zwischen den ventralen Borstenpaaren gelegene Raum $2^1/_2$ mm. Mithin sind laterale Intervalle und ventraler Raum annähernd gleich groß, das dorsale Intervall dagegen $2^1/_2$—3mal größer. — Die Borsten sind sigmoid und glatt, also nicht ornamentirt. Geschlechtsborsten fehlen.

Der erste Rückenporus liegt in der Intersegmentalfurche 5/6. Auf dem Clitellum sind die Rückenporen nicht sichtbar.

Die Öffnungen der Segmentalorgane waren äußerlich nicht zu erkennen.

Der Gürtel umfasst die zehn Segmente 20—29, dorsal erstreckt er sich auch noch bis zur Mitte des 30. Segments; er ist sattelförmig und zwar reicht er seitlich bis nahe an die ventralen Borsten; der ventrale Theil dieser Segmente ist nicht drüsig verdickt. Das 20. Segment ist zwar eben so stark drüsig wie die übrigen Gürtelsegmente, aber rings um den Körper herum durch eine tiefe Intersegmentalfurche abgetrennt; zwischen den übrigen Segmenten sind die Furchen dorsal nicht zu erkennen, wohl aber ventral und reichen seitlich hinauf bis zwischen die Borstenpaare. — Tubercula pubertatis fehlen. — Die Samenleiteröffnungen liegen auf drüsigen Wülsten des 15. Segments dicht über den ventralen Borstenpaaren. Vor ihnen sieht man in der Mittelzone des 14. Segments zwei kleine punktförmige Eileiteröffnungen. — Samentaschen-Öffnungen fehlen.

Innere Organisation.

Die Dissepimente 6/7—14/15 sind ein klein wenig verdickt.

Das Rückengefäß ist einfach und trägt fünf Paar Lateralherzen, die in den Segmenten 7—11 liegen. — Der Ösophagus bildet vorn einen drüsig muskulösen Schlundkopf, dessen Hinterende dem Dissepimente 5/6 anliegt. Im 11. und 12. Segment besitzt die Speiseröhre eine Erweiterung, deren Wand eine lamellige Struktur zeigt und von feinen Blutgefäßen durchzogen ist. In den Falten liegen vereinzelt Gruppen von Kalkspathkrystallen. Ein dünnwandiger, stark erweiterter Kropf durchzieht die Segmente 15 und 16. In den Segmenten 17 und 18 liegt ein kräftiger Muskelmagen. Im 19. Segment beginnt der von feinen Blutgefäßen umsponnene Magendarm.

Die Segmentalorgane sind meganephridisch und münden in der Linie der ventralen Borsten (*a b*) nach außen.

Von den Geschlechtsorganen konnte ich folgende Verhältnisse feststellen. Zwei Paar große, weißliche Samentrichter liegen frei in den ventralen Partien der Segmente 10 und 11. Ihren Öffnungen gerade gegenüber sind in denselben Segmenten an den Hinterwänden der Dissepimente 9/10 und 10/11 zwei Paar winzig kleiner Hoden befestigt. Zwei Paar große, von tiefen Furchen durchzogene Samensäcke ragen von den Dissepimenten 10/11 und 11/12 in die Segmente 11 und 12 frei hinein. Samentaschen fehlen. Im dreizehnten Segmente sind an das Dissepiment 12/13 zwei ventral gelegene, dick scheibenförmige Ovarien angeheftet, die am freien Ende in einen fingerförmigen Anhang (in dem die Eier einzeln liegen) ausgezogen sind. Ihnen gegenüber liegen an der nach vorn gerichteten Fläche

des Dissepiments 13/14 die Eileitertrichter, während von der Hinterseite desselben Dissepiments die kleinen Eihälter in das vierzehnte Segment hineinragen.

Bemerkungen. A. gieseleri steht der A. eiseni Lev., A. constricta Rosa, A. syriaca Rosa und A. samarigera Rosa nahe, denen auch die Samentaschen und Tubercula pubertatis fehlen; sie unterscheidet sich aber durch wesentliche Merkmale, wie z. B. durch die Lage des Gürtels.

Perichaeta indica Horst.

In der GIESELER'schen Sammlung befand sich ein Exemplar von dieser Perichaeta-Art. Das Thier war 100 mm lang, der erste Rückenporus lag in der Intersegmentalfurche 11/12. Vier Paar Samentaschen mit der charakteristischen knopfförmigen Anschwellung am blinden Ende des Divertikels fand ich in den Segmenten 6, 7, 8, 9; ihre Ausführungsöffnungen waren deutlich in den Intersegmentalfurchen 5/6, 6/7, 7/8, 8/9 zu erkennen. Wie MICHAELSEN, so habe auch ich gefunden, dass die Prostatadrüsen fehlten, während die großen, muskulösen, U-förmig gebogenen Ausführungsgänge der Samenleiter wohl entwickelt waren. Pubertätstuberkeln waren bei dem vorliegenden Individuum nicht entwickelt. Auch darin kann ich MICHAELSEN's Beobachtungen bestätigen, dass nämlich die Borsten ornamentirt sind (Fig. 10). Ich erkannte diese Ornamentirung besonders gut an den größeren ventralen Borsten des Vorderendes; sie besteht darin, dass das freie Ende der sigmoiden Borste mit mehr oder weniger regelmäßig angeordneten, fein gezähnelten Querstrichelchen bedeckt ist.

2. Über die Gattung Diplocardia.

Diplocardia singularis (Ude).

Syn.: Geodrilus singularis Ude.

In meiner Arbeit »Beiträge zur Kenntnis ausländischer Regenwürmer« beschrieb ich unter dem Namen Geodrilus singularis einen Acanthodriliden, der sich durch eine Reihe besonderer Merkmale als Typus einer neuen Gattung verwerthen ließ. Es standen mir nur drei Exemplare in leider nicht besonders gut konservirtem Zustande zur Verfügung, wodurch sich bei der Beschreibung einige Ungenauigkeiten eingestellt haben. Da nun inzwischen noch drei andere hierher gehörige Acanthodriliden-Arten beschrieben sind, so konnte ich das eine noch vorhandene Exemplar der Göttinger Sammlung auf die

jetzt besser bekannt gewordenen Gattungscharaktere hin nachprüfen. Als meine vorhin erwähnte Arbeit bereits im Druck erschienen war, wurde nämlich im »Zoologischen Anzeiger« die Arbeit von GARMAN: »On the Anatomy and Histology of a New Earthworm (Diplocardia communis n. g. n. sp.)« bekannt gegeben und mir bald darauf auch zugesandt. Da ich mich nun überzeugen konnte, dass Geodrilus mit Diplocardia in wesentlichen Merkmalen übereinstimmt und da die Arbeit von GARMAN aus dem Jahre 1888 datirt ist, so ziehe ich den von mir eingeführten Gattungsnamen Geodrilus hiermit zurück und nenne die von mir beschriebene Art Diplocardia singularis. Ich halte es für rathsam, nicht allein meine frühere Arbeit zu ergänzen, sondern hier nochmals eine ausführliche Beschreibung zu geben.

Die Figurenbezeichnung *a.R* Fig. 16, 17, 18, 19 bezieht sich auf meine erste Arbeit über diesen Wurm.

Fundnotiz: Danville (Ill.), J. M. TYLOR 1886.

Äußeres.

Die in Alkohol konservirten Thiere sind farblos; vermuthlich sind sie im lebenden Zustande fleischfarben. — Die Länge beträgt 65 mm, der Dickendurchmesser 3 mm.

Der Kopflappen theilt das erste Segment etwa bis zur Mitte.

Die Borsten stehen in vier Paaren und zwar sind dieselben ventral verschoben, jedoch nicht so weit wie bei den Benhamien; man kann sie als ventrale (*ab*) und laterale (*cd*) bezeichnen. Die dorsalmediane Borstendistanz (*dd*) beträgt etwas mehr als die Hälfte des ganzen Körperumfanges; die ventrale Borstenentfernung (*aa*) ist etwas größer als die lateralen Intervalle (*bc*); die Borsten eines jeden Paares (*ab* und *cd*) sind aus einander gerückt, wobei die Distanz zwischen den Borsten *c* und *d* etwas größer ist als diejenige zwischen den Borsten *a* und *b*. Die Entfernung der ventralen Borsten *a* und *b* von einander ist etwa halb so groß als das laterale Intervall zwischen den Borsten *b* und *c*. Bezeichnen wir die lateralen Intervalle mit *l*, das ventrale mit *v*, so ist *l* wenig kleiner als *v*, Distanz *ab* zweimal kleiner als *l* und dreimal kleiner als *v*, Distanz $cd > ab$. Die Borsten sind sigmoid und ornamentirt (Fig. 11); ihre freien Enden sind nämlich mit sehr feinen, nur bei starker Vergrößerung sichtbaren, narbenähnlichen Vertiefungen versehen. Auf einem Cuticulapräparat der Segmente 13 bis 22 konnte ich die ventralen Borstensacköffnungen der Segmente 18, 19 und 20 nicht finden, während ich die lateralen Öffnungen auf diesen Segmenten deutlich erkannte. Nun

habe ich aber auf einem Längsschnittpräparate in den Öffnungen der Prostatadrüsen Geschlechtsborsten gefunden, es sind demnach die ventralen Borsten des 18. und 20. Segments zu Geschlechtsborsten umgewandelt, während die ventralen Borsten des 19. Segments überhaupt fehlen. — Die Geschlechtsborsten (*a.R* Fig. 18) sind etwa dreimal länger als die gewöhnlichen Borsten (0,58 : 0,19 mm), bogenförmig gekrümmt und ohne jede Ornamentirung; am inneren Ende sind sie etwas verdickt. — Michaelsen hat bei Diplocardia eiseni Mich. gefunden, dass die ventralen Borsten der Samentaschen-Segmente zu Geschlechtsborsten umgewandelt sind, und dass mit diesen ein kleiner Drüsenapparat in Verbindung steht. Bei D. singularis sind dagegen diese Borsten normal entwickelt, eben so fehlt das Lager der Drüsenzellen.

Den ersten Rückenporus fand ich bei den früher untersuchten Exemplaren in der Intersegmentalfurche 10/11, bei dem mir noch vorliegenden Thiere sehe ich ihn dagegen nach Wegnahme der Cuticula schon zwischen dem siebenten und achten Segmente; auch auf der Cuticula konnte ich an dieser Stelle eine Öffnung nachweisen.

Das Clitellum (Fig. 12), auf dem die Intersegmentalfurchen und Rückenporen zu sehen sind, hebt sich deutlich ab und umfasst die sechs Segmente 13 bis 18 ringförmig, nur auf der ventralen Seite der Segmente ½17 und 18 fehlt die Drüsenschicht. In dieser drüsenarmen Furche liegen auf dem 17. Segmente unmittelbar hinter den ventralen Borstenpaaren zwei kreisförmige Papillen. Wahrscheinlich finden sich solche auch auf dem 20. Segmente in der Linie der ventralen Borstenpaare; doch konnte ich dieselben nicht mit Sicherheit erkennen, da diese Stelle der Thiere stark macerirt war. Bei Dipl. communis Garm. verlaufen von der Mitte des 18. bis zur Mitte des 20. Segments in der Richtung der ventralen Borstenpaare zwei bogenförmig der ventralen Mittellinie zugekehrte Furchen. Auch bei D. singularis sind solche Furchen vorhanden, und zwar habe ich dieselben auf einem Cuticulapräparat gefunden, während sie in der stark erweichten Hypodermis nicht mehr zu sehen waren. Auf diesem Cuticulapräparat sah ich weiterhin an den Enden der Furchen je eine kleine Öffnung. Auf einer Längsschnittserie habe ich dann festgestellt, dass dies die Öffnungen der Prostatadrüsen sind und dass in der Mitte der Längsfurchen, da, wo die Borstenzone des 19. Segments die Furchen durchschneidet, je eine Samenleiteröffnung liegt. Fig. 16 meiner früheren Arbeit muss hiernach etwas abgeändert werden. Segment 18 muss nämlich in zwei Ringe getheilt werden, wobei die

Intersegmentalfurche mit der hinteren Grenze des Clitellums zusammenfällt; das als 19. Segment bezeichnete ist dann als das 20. Segment zu beziffern. Der Vollständigkeit wegen habe ich in Fig. 12 eine richtige Darstellung der Verhältnisse gegeben. Es liegen demnach zwei Paar Prostatadrüsenöffnungen auf den Segmenten 18 und 20; dieselben werden durch bogenförmig in der Richtung der ventralen Borsten verlaufende Furchen verbunden, in deren Mitten auf dem 19. Segment die Samenleiteröffnungen liegen. Die ventralen Borsten des 18. und 20. Segments sind zu Geschlechtsborsten umgewandelt, während diejenigen des 19. Segments fehlen.

Die zwei weiblichen Geschlechtsöffnungen (Fig. 12) liegen auf der ventralen Seite des 14. Segments, etwas nach innen von den Borsten *a* und sind gemeinsam von einem elliptischen, hellen Drüsenhofe umschlossen.

Die Öffnungen der Samentaschen und Segmentalorgane waren nicht sichtbar.

Innere Organisation.

Der Schlundkopf umschließt eine dorsale Tasche; der stark gewundene Ösophagus besitzt im 5. und 6. Segmente (vor Dissepiment 6/7 liegend) zwei Muskelmägen, die wie bei Benhamien durch eine schmale dünnwandige Partie von einander getrennt sind, und verläuft ohne Anhangsorgane nach hinten, wobei er, ohne dabei anzuschwellen, in den Segmenten 10 bis 13 segmentale kugelige Abschnitte bildet und in den Segmenten 14 bis 16 etwas dünner wird. Im Anfang des 17. Segments beginnt der bedeutend erweiterte Mitteldarm. Kalksubstanzen habe ich nicht nachweisen können.

Die Segmentalorgane sind meganephridisch und münden intersegmental vor den Borsten *d* nach außen.

Das Rückengefäß ist einfach und besitzt drei Paar dicke Lateralherzen, die in den Segmenten 10, 11, 12 liegen. In den vorhergehenden Segmenten (9 bis 6) findet man dünnere Seitenschlingen.

Von den Geschlechtsorganen ließen sich folgende Verhältnisse feststellen. Zwei Paar Hoden hängen in den Segmenten 10 und 11 an den Dissepimenten 9/10 und 10/11. Ihnen gegenüber liegen zwei Paar Samentrichter frei im 10. und 11. Segmente; die Samenleiter, deren Verlauf nicht genauer festzustellen war, münden im 19. Segmente in der Borstenlinie *a* nach außen. Ein Paar Samensäcke ragen frei von der Vorderseite des Dissepiments 9/10 in das 9. Segment; ein anderes Paar Samensäcke ist an der Hinterwand des Disse-

piments 11/12 festgeheftet und ragt in das 12. Segment hinein. Die Segmente 10 und 11 sind mit freien Samenmassen erfüllt. — Ein Paar Ovarien befinden sich im 13. Segment, dem Dissepimente 12/13 angeheftet. Ihnen gegenüber liegen am Dissepiment 13/14 zwei trichterförmige Öffnungen der Eileiter, die auf dem 14. Segment nach außen münden. In den Segmenten 18 und 20 (bis 23) liegen zwei Paar Prostatadrüsen (*a.R* Fig. 19). Sie stellen mehrfach rechtwinklig zusammengelegte Schläuche dar, deren dünne Ausführungsgänge in den Segmenten 18 und 20 ausmünden. — Es sind drei Paar Samentaschen (*a.R* Fig. 17) in den Segmenten 7, 8, 9 vorhanden; sie münden intersegmental in 6/7, 7/8, 8/9 aus. Jede besteht aus einem sackförmigen Hauptheil und einem allmählich sich verengernden Ausführungsgange mit einer länglich ovalen Seitentasche. Die ganze Samentasche ist 1 mm lang.

Diplocardia verrucosa nov. spec.

Fundnotiz: Nebraska, Omaha.
Frau C. W. Siemssen 1. III. 95.

Von dieser interessanten, mir von Dr. Michaelsen zur Beschreibung überlassenen Art hat Frau C. W. Siemssen drei Exemplare gesammelt.

Die in Alkohol konservirten Thiere sind farblos, 65 bis 75 mm lang, $2^1/_2$ bis 3 mm dick und bestehen aus 100 bis 125 Segmenten. Die einzelnen Segmente sind zwei- oder dreiringlig; meist hebt sich eine mittlere Zone, auf der die Borsten stehen, gürtelförmig ab. Der Körper ist im Allgemeinen drehrund und fast der ganzen Länge nach gleich dick.

Der Kopflappen (Fig. 13) theilt das erste Segment bis zur Hälfte und ist nach hinten durch eine Furche deutlich begrenzt.

Den ersten Rückenporus sah ich bei zwei Exemplaren zwischen dem 8. und 9. Segmente, bei dem dritten Individuum erst in der Intersegmentalfurche 10/11.

Die Öffnungen der Samentaschen liegen um $^1/_3$ der Segmentlänge nach hinten auf den Segmenten 9 und 10 und zwar etwas dorsal von Borstenlinie *d*.

Die Borsten stehen paarig und sind lateralwärts gerückt, so dass man ein ventrales und ein laterales Paar unterscheiden kann. Das dorsale Intervall zwischen den Borsten *d*—*d* ist bedeutend größer als die übrigen und umfasst etwas mehr als die Hälfte des ganzen Körperumfangs. Auf den übrigen Raum vertheilen sich die Borsten fol-

gendermaßen. Die lateralen Borsten (*cd*) sind etwas weiter von einander getrennt als die ventralen Borsten (*ab*). Das ventrale Intervall ist etwa dreimal, jedes laterale etwa zwei- bis zweiundeinhalbmal größer als die Distanz zwischen den Borsten *a* und *b*. Gegen das Vorder- und Hinterende tritt die Paarigkeit der Borsten noch deutlicher hervor, wobei sich das ventrale Intervall auf Kosten des lateralen vergrößert. Die Borsten sind sigmoid und nur äußerst schwach ornamentirt. — Die Geschlechtsborsten sind bogenförmig gekrümmt und glatt, nicht ornamentirt. Sie finden sich im Bereich der Prostatadrüsenöffnungen auf den Segmenten 19 und 21 und zwar sind es die umgewandelten ventralen Borsten dieser Segmente. Die ventralen Borsten des 20. Segments fehlen.

Das Clitellum ist wenig stark entwickelt; es umfasst die Segmente 13 bis 18 sattelförmig, indem es ventralwärts nur wenig über die Borsten *c* hinausreicht. Intersegmentalfurchen und Rückenporen sind deutlich zu erkennen. Ventral auf den Segmenten hinter dem Clitellum befindet sich ein rechteckiges, drüsiges Feld, das das letzte Drittel des 18. Segments, ferner die Segmente 19, 20 und 21 und die vordere Hälfte des 22. Segments umfasst; seitlich verläuft seine Begrenzungslinie in der Mitte zwischen den Borsten *b* und *c* (Fig. 14). In diesem Felde liegen in den Linien der Borstenbündel *ab* zwei tiefe Furchen, die sich von der Mitte des 19. Segments über das 20. Segment hinweg bis zur Mitte des 21. Segments ziehen. Die Enden auf dem 19. und 21. Segment und der mittlere Theil dieser Furchen auf dem 20. Segment sind bogenförmig der ventralen Mittellinie zugekrümmt. Auf dem 20. Segment werden diese Längsfurchen von einer Querfurche senkrecht durchschnitten, die in der Mitte dieses Segments verläuft. Die Schnittpunkte dieser Querfurche mit jenen zwei Längsfurchen bezeichnen die Lage der männlichen Geschlechtsöffnungen, während an den Enden der Längsfurchen die Prostatadrüsen ausmünden. — Auf diesem ventralen Drüsenfelde findet man ferner Geschlechtspapillen in folgender Anordnung. Auf dem 19. und 21. Segment liegen vor und hinter den bogenförmig gekrümmten Enden der Längsfurchen je zwei Papillen. Auf dem vorderen Drittel des 22. Segments sind drei größere in einer Querlinie liegende Geschlechtspapillen vorhanden, von denen die beiden kleineren, äußeren in der Linie der Längsfurchen stehen, während die größere, mittlere in der ventralen Medianlinie liegt. — In ähnlichen Papillen stehen die ventralen Borstenpaare des 10. Segments und die ventralen Borsten der rechten Körperseite auf dem 9. Segment.

Innere Organisation.

Die Dissepimente 6/7—11/12 sind verdickt und zwar besonders die Septen 6/7, 7/8, 8/9. — Der Darmkanal besitzt in seinem Vorderende einen kräftigen, drüsig-muskulösen Schlundkopf, der eine dorsale, nach hinten gerichtete, taschenförmige Ausbuchtung der Darmwand umschließt. Dann folgt der Ösophagus, der sich im fünften und sechsten Segmente zu je einem kräftigen Muskelmagen umbildet, die dicht an einander stoßen und nur durch eine sehr kurze dünnwandige muskulöse Partie verbunden sind. Der folgende Theil besteht aus segmentalen kugeligen Abschnitten von geringem Umfange. Im 16. Segment beginnt der stark erweiterte Mitteldarm. Der Darmkanal besitzt keine Anhangsorgane, eben so fehlt die von MICHAELSEN bei D. eiseni nachgewiesene, Kalkkonkremente führende Erweiterung im 14. und 15. Segmente.

Das Rückengefäß ist einfach; drei Paar Lateralherzen liegen in den Segmenten 10, 11, 12. Ohne Subneuralgefäß.

Die Segmentalorgane sind meganephridisch. Sie beginnen im zweiten Segmente und münden intersegmental vor den Borsten *d* aus.

Die Geschlechtsorgane zeigen folgenden Bau. Zwei Paar kleine, aus schlauchförmigen Theilstücken bestehende Hoden liegen der ventralen Mittellinie genähert in den Segmenten 10 und 11 und an den Dissepimenten 9/10 und 10/11; ihnen gegenüber liegen in denselben Segmenten zwei Paar hell glänzende Samentrichter, deren Samenleiter im 20. Segment mitten in den ventralen Längsfurchen jederseits gemeinsam ausmünden.

Die Segmente 10 und 11 sind mit freien Samenmassen stark angefüllt. Im zwölften Segment ist ein Paar große, dorsal zusammenstoßende, durchklüftete Samensäcke an die Hinterseite des Dissepiments 11/12 angeheftet. Ein Paar kleinere Samensäcke ragt von der Vorderseite des Dissepiments 9/10 nach vorn ins neunte Segment hinein.

Zwei kleine büschelige Ovarien sind an der Hinterseite des Dissepiments 12/13 befestigt; ihnen gegenüber liegt vor dem Dissepiment 13/14 ein Paar Eileiter, die dicht vor der Borstenzone des 14. Segments und zwar zwischen den zwei Borsten *d* nach außen münden (Fig. 14).

Im 19. und 21. Segment findet man zwei Paar Prostatadrüsen. Jede derselben (Fig. 15) besteht aus einem schlanken Ausführungsgange, der sich von der ventralen Fläche seitwärts in die Höhe erstreckt, und einem dickeren, wurstförmigen, vielfach unregelmäßig

geknickten Drüsentheile, der quer unter dem Darme durch das Segment verläuft. Die freien Enden jedes Paares stoßen in der ventralen Mittellinie der Segmente 19 und 21 zusammen. Bei einem Exemplare fand ich die Eigenthümlichkeit, dass die Prostatadrüsen des 19. Segments mit ihren freien Enden verwachsen waren.

Zwei Paar Samentaschen (Fig. 16) liegen in den Segmenten 8 und 9. Jede derselben besteht aus einem kugeligen bis eiförmigen Hauptheil, der seitlich eine längliche, ovale Nebentasche trägt und allmählich in den Ausführungsgang übergeht. Geschlechtsborsten mit Drüsenapparat (vgl. MICHAELSEN, D. eiseni) habe ich auf diesen Segmenten nicht gefunden.

Bemerkung. Obgleich die vorliegende Art sich durch die Lage der Prostatadrüsen und männlichen Geschlechtsöffnungen wesentlich von D. singularis, D. communis, D. riparia und D. eiseni unterscheidet, so trage ich doch kein Bedenken, dieselbe der Gattung Diplocardia einzureihen, da im Bau der übrigen Geschlechtsorgane und anderer Organe eine vollkommene Übereinstimmung herrscht.

Diplocardia eiseni (Mich.).

Syn.: Geodrilus eiseni Mich.

Herr Dr. MICHAELSEN sandte mir mehrere Exemplare von dieser interessanten Art, die theilweise aus Savannah Ga stammten. Ich kann MICHAELSEN's Beschreibung im Allgemeinen durchaus bestätigen, nur betreffs des Rückengefäßes ist dieselbe zu berichtigen. Das Rückengefäß ist nämlich nicht einfach, wie MICHAELSEN angiebt, sondern doppelt und verläuft folgendermaßen. Das vom Hinterende kommende einfache Rückengefäß theilt sich im 15. Segmente und die beiden Äste überziehen getrennt die kugelige Anschwellung des Darmkanals im 14. und 15. Segment. Beim Übertritt in das 13. Segment vereinigen sich die Stämme wieder, um sich gleich zu trennen und erst am Vorderende desselben Segments wieder zu vereinigen. Dasselbe findet in den Segmenten bis zum Schlundkopf hin statt. Mithin ist das Rückengefäß in diesen Segmenten abwechselnd auf kurze Strecken unpaarig (im Bereich der Dissepimente) und auf längere Strecken paarig (im Bereich der Segmente selbst). An den unpaarigen Stellen entspringen die Lateralherzen. An einer mir von MICHAELSEN übersandten Längsschnittserie durch ein Original von D. eiseni habe ich ein gleiches Verhalten gefunden. — Einen ähnlichen Bau des Rückengefäßes hat D. communis Garm. — Zur geographischen Verbreitung von D. eiseni theilte mir MICHAELSEN mit, dass es in seiner Arbeit

nicht heißen muss Sanford, New York, sondern Sanford, Orange County, Florida. — Zwei andere Exemplare von D. eiseni, die ich von MICHAELSEN erhielt, sind von Dr. EINAR LÖNNBERG im Lake Gatlin, Orange County, Florida, 1892/93 gesammelt.

Übersicht über die Gattung Diplocardia.

Von diesem Genus sind bis jetzt folgende Arten bekannt: D. communis Garm., D. singularis (Ude), D. eiseni (Mich.), D. riparia Smith, D. verrucosa n. g. Dieselben besitzen folgende gemeinsame und unterscheidende Merkmale.

Der Kopflappen sendet bei allen fünf Arten einen dorsalen Fortsatz nach hinten, der das 1. Segment etwa bis zur Hälfte theilt.

Die Borsten stehen in vier Paaren, zwei lateralen und zwei ventralen. Die Borsten der ventralen Paare stehen etwas enger zusammen als die der lateralen Paare. Das dorsale Intervall umfasst etwas mehr als den halben Körperumfang; das ventrale Intervall ist fast dreimal, die lateralen Intervalle sind etwa doppelt so groß als die Entfernung der Borsten jedes ventralen Paares von einander. Hiervon kommen Abweichungen vor. So sind z. B. am Hinterende von D. eiseni die Intervalle zwischen den Borsten der lateralen und ventralen Paare und das laterale Intervall zwischen Borsten *b* und *c* unter sich gleich, während am Vorder- und Hinterende von D. verrucosa die Paarigkeit deutlicher hervortritt und das ventrale Intervall sich auf Kosten der zwei lateralen Intervalle vergrößert. — Die Borsten sind sigmoid und mehr oder weniger deutlich ornamentirt, indem ihr äußeres Ende mit feinen, narbenähnlichen Vertiefungen versehen ist. — Vier Paar Geschlechtsborsten begleiten die Prostatadrüsenöffnungen; dieselben sind glatt und erreichen eine verhältnismäßig geringe Größe, so dass man sie äußerlich kaum erkennen kann. Bei D. eiseni sind außerdem die ventralen Borsten der Samentaschensegmente zu ornamentirten Geschlechtsborsten umgewandelt und stehen mit einem eigenartigen Drüsenapparate in Verbindung.

Der erste Rückenporus hat eine wechselnde Lage.

Das Clitellum umfasst bei D. communis, riparia und verrucosa die Segmente 13 bis 18 sattelförmig. Bei D. singularis umgiebt es die Segmente 13 bis $^{1}/_{2}$17 ringförmig, während es auf $^{1}/_{2}$17 und 18 nur dorsal und seitlich entwickelt ist. Bei D. eiseni ist es auf Segment 13 bis 17 ringförmig, auf 18 sattelförmig.

In der Umgebung der Prostatadrüsenöffnungen finden sich Geschlechtspapillen, die eine wechselnde Anordnung besitzen. So liegen

bei D. communis und singularis gewöhnlich zwei Paar Papillen auf den Segmenten 17 und 20; bei D. verrucosa finden sich je zwei Paar auf den Segmenten 19 und 21 und drei Stück auf Segment 22.

Zwei Paar Prostatadrüsenöffnungen liegen bei D. communis, singularis, eiseni und riparia in den Mitten der Segmente 18 und 20 und zwar in der Linie der ventralen Borsten. Die beiden Poren jeder Seite sind durch eine tiefe Längsfurche verbunden. In diesen Furchen liegen auf dem 19. Segment die männlichen Geschlechtsöffnungen. Bei D. verrucosa sind diese Öffnungen und Furchen um ein Segment nach hinten verschoben. — Die weiblichen Geschlechtsöffnungen liegen auf dem 14. Segment etwas vor und nach innen von den Borsten *a*.

Zwei Paar freiliegende Hoden und Samentrichter liegen in den Segmenten 10 und 11. Die Samenleiter jeder Seite verlaufen getrennt nach hinten und verschmelzen erst dicht vor ihrer Ausmündung mit einander. Zwei Paar Samensäcke ragen von dem Dissepimente 9/10 nach vorn in das 9., von dem Dissepiment 11/12 nach hinten in das 12. Segment hinein. Freie Samenmassen erfüllen die Segmente 10 und 11. — Zwei büschelige Ovarien hängen von dem Dissepiment 12/13 in das 13. Segment hinein. Ihnen gegenüber, vor dem Dissepiment 13/14 liegen zwei große Eitrichter, die in zwei im 14. Segment ausmündende Eileiter übergehen. — Die Samentaschen bestehen aus einem umfangreichen sackförmigen Haupttheil, einem schlanken Ausführungsgange und einem Divertikel, der bei D. eiseni stielförmig ist und eine knopfförmige Anschwellung am freien Ende besitzt, während er bei den übrigen Arten eine mehr oder weniger ovale Gestalt hat. D. communis und singularis haben drei Paar in den Segmenten 7, 8 und 9, die übrigen Arten zwei Paar in den Segmenten 8 und 9.

Die Segmentalorgane sind meganephridisch und münden in den Linien der äußersten Borsten (*d*) aus.

Der Darmkanal hat einen dorsalen Schlundkopf mit taschenförmiger Ausbuchtung der Darmwand. Im 5. und 6. Segment besitzt die Speiseröhre je einen kräftigen Muskelmagen, die hart an einander stoßen, und geht im 16. Segment (D. verrucosa) oder 17. Segment (D. communis und singularis) oder 18. Segment (D. eiseni) in den weiten, dünnwandigen Mitteldarm über. Anhangsorgane fehlen. Dagegen ist bei D. eiseni der Ösophagus im 14. und 15. Segment erweitert, während sein Lumen durch Längsfalten eingeengt ist; zwischen diesen Falten liegen Kalkkonkremente.

Das Rückengefäß ist bei D. singularis, riparia und verrucosa einfach, dagegen bei D. communis seiner ganzen Länge nach von hinten bis zum 6. Segment, bei D. eiseni vom 15. bis 6. Segment doppelt. Es besitzt bei D. communis, singularis (riparia?), und verrucosa drei Paar Lateralherzen in den Segmenten 10, 11, 12, bei D. eiseni vier Paar in den Segmenten 10 bis 13. Ein Subneuralgefäß fehlt.

Was die Größenverhältnisse anlangt, so ist D. communis 30 cm, D. singularis $6^1/_2$ cm, D. eiseni bis 16 cm, D. riparia 22—25 cm und D. verrucosa $6^1/_2$—$7^1/_2$ cm lang.

Diagnose der Gattung Diplocardia.

Borsten in vier Paaren (zwei lateralen und zwei ventralen) und ornamentirt; vier Paar bogenförmig gekrümmte, nicht ornamentirte (verkümmerte?) Geschlechtsborsten. Kopflappen sendet einen dorsalen Fortsatz bis zur Mitte des 1. Segments. Clitellum umfasst die Segmente 13 bis 18 ring- oder sattelförmig. Die weiblichen Geschlechtsöffnungen liegen auf dem 14. Segment. Die männlichen Geschlechtsöffnungen und zwei Paar Prostatadrüsenöffnungen liegen in zwei ventralen Längsfurchen auf Segmenten dicht hinter dem Clitellum. — Zwei Paar Hoden und Samentrichter liegen in den Segmenten 10 und 11; ein Paar Samensäcke am Dissepiment 9/10 nach vorn ins 9. Segment, ein anderes Paar am Dissepiment 11/12 nach hinten ins 12. Segment gerichtet; freie Samenmassen in den Segmenten 10 und 11. Ein Paar Ovarien und Eitrichter im 13. Segment. Die Segmentalorgane sind meganephridisch. Der Darmkanal besitzt im 5. und 6. Segment zwei dicht an einander stoßende Muskelmagen.

Nachtrag.

Nach Abschluss des Manuskripts und während des Lesens des Korrekturbogens erhielt ich die große Arbeit von Beddard, A Monograph of the order of Oligochaeta. In derselben sagt Beddard auf p. 309: »Some Enchytraeidae are characterized by the possession of a single gland, or a pair of glands, which seem to be the equivalents of the calciferous glands of other worms«. In meiner Arbeit, »Beiträge zur Kenntnis ausländischer Regenwürmer«, habe ich bereits betont, dass ich die sog. Chylustaschen der Eudriliden für krystallleere Kalktaschen halte. Aus der damals gegebenen Darstellung

geht hervor, dass ich auch die sog. Chylustaschen der Enchytraeiden den Kalkdrüsen homologisire. Ob man sie direkt als Kalktaschen wird bezeichnen können, ist vorläufig nicht zu entscheiden, da es bis jetzt nicht gelungen ist, in ihnen Kalksubstanzen — sei es in Lösung oder in Form von Kalkspathkrystallen — nachzuweisen.

Litteratur.

1. Ude, Ein neues Enchytraeiden-Genus. Zool. Anz. Nr. 401. 1892.
2. Hesse, Beiträge zur Kenntnis des Baues der Enchytraeiden. Diese Zeitschr. Bd. LVII.
3. Michaelsen, Enchytraeiden-Studien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXX.
4. —— Untersuchungen über Enchytraeus Moebii Mich. und andere Enchytraeiden. Kiel 1886.
5. —— Über Chylusgefäßsysteme bei Enchytraeiden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVIII.
6. —— Synopsis der Enchytraeiden.
7. —— Zur Kenntnis der Oligochaeten. Hamburger Abhandl. a. d. Gebiet der Naturwissenschaften. Bd. XIII.
8. H. Bolsius, L'organe segmentaire d'un Enchytraeide. in: Mem. della Pontif. Accad. dei Nuovi Lincei. Vol. IX.
9. J. Nusbaum, Zur Anatomie und Systematik der Enchytraeiden. Biolog. Centralblatt. Bd. XV. Nr. 1. 1895.
10. Michaelsen, Die Regenwurmfauna von Florida und Georgia. Zool. Jahrbücher. Abth. f. Systematik etc. Bd. VIII.
11. Ude, Beiträge zur Kenntnis ausländischer Regenwürmer. Diese Zeitschr. Bd. LVII.
12. Garman, On the Anatomy and Histology of a new Earthworm (Diplocardia communis gen. et sp. nov.). Bull. Illinois State Labor. Nat. Hist. V. 3. p. 47.
13. Smith, A Preliminary Account of two new Oligochaeta from Illinois. Bull. of the Illinois State Labor. of Nat. Hist. Vol. IV. 1895.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VI.

Fig. 1—8. Bryodrilus ehlersi.

Fig. 1. Gehirn von oben gesehen.

Fig. 2. Lymphkörper. *a*, von oben, *b*, von der Seite.

Fig. 3. Segmentalorgan. *e*, Epithel; *rm*, Ringmuskeln; *lm*, Längsmuskeln; *d*, Dissepiment; *as*, Anteseptale; *ps*, Postseptale.

Fig. 4. Querschnitt durch die Einmündungsstelle der vier Darmtaschen in den Darm. *rg*, Rückengefäß; *vg*, Ventralgefäß; *dte*, Darmtaschenepithel; *bls*, Blutsinus.

Fig. 5. Querschnitt durch Darm und Darmtaschen hinter der Einmündungsstelle. *rg*, Rückengefäß; *vg*, Ventralgefäß; *dt*, Darmtaschen; *de*, Darmepithel; *bls*, Blutsinus.

Fig. 6. Längsschnitt durch den Darm mit zwei Darmtaschen. Aus mehreren Schnitten vereinigt. Der Pfeil giebt die Richtung nach vorn an. *d.dt*, dorsale Darmtasche; *v.dt*, ventrale Darmtasche; *de*, Darmepithel; *bls*, Blutsinus.

Fig. 7. Längsschnitt durch den Samentrichter.

Fig. 8. Samentasche isolirt.

Fig. 9. Längsschnitt durch Speiseröhre und Darmkanal von Henlea dicksonii Eisen. *rg*, Rückengefäß; *de*, Darmepithel.

Fig. 10. Perichaeta indica Horst. Äußeres Ende einer Borste.

Fig. 11. Borste von Diplocardia singularis.

Fig. 12. Diplocardia singularis. Segment 13—21 von der Ventralfläche gesehen.

Fig. 13. Diplocardia verrucosa. Kopflappen.

Fig. 14. Diplocardia verrucosa. Segment 14—23 von der Ventralfläche gesehen.

Fig. 15. Diplocardia verrucosa. Prostatadrüse.

Fig. 16. Diplocardia verrucosa. Samentasche.

Die Polypen und Quallen von Stauridium productum Wright und Perigonimus repens Wright.

Mittheilung von

Dr. **Clemens Hartlaub,**

Königl. Biologische Anstalt Helgoland.

Mit Taf. VII—IX.

Der Zusammenhang der craspedoten Medusenarten mit ihren Ammen ist ein sehr lückenhaftes Kapitel der Cölenteratenforschung. Wir kennen eine zahlreiche Menge craspedoter Quallen und viele Arten von Hydroiden sammt ihren eben frei gewordenen Sprösslingen, in den allerwenigsten Fällen aber sind die geschlechtsreifen Medusen auf bestimmte Species von Hydroiden mit Sicherheit zu beziehen gewesen. In der Regel hat man sich begnügen müssen, aus dem gleichzeitigen Vorkommen der Quallen und einer geschlechtsreifen Polypenart den Zusammenhang beider wahrscheinlich zu machen, und häufig genug entbehren solche Versuche selbst der erforderlichen Gründlichkeit. Wenn z. B. die Beziehung einer Qualle zu einer bestimmten Gattung von Hydroiden bekannt war, wie z. B. von *Sarsia* zu *Syncoryne*, so hat man sich begnügt die Meduse auf eine zufällig gleichzeitig proliferirend gefundene Polypenart zu beziehen, ohne zu bedenken, dass von derselben Gattung zur selben Zeit und an der gleichen Lokalität sehr wohl verschiedene Species im Stadium der Medusenknospung sein konnten. Beobachtete z. B. Böhm[1] bei Helgoland eine Obeliameduse und fand er gleichzeitig den Hydroiden, *Obelia dichotoma* mit zahlreichen Gonangien, so nahm er keinen Anstand daraus zu folgern, dass die Medusen von eben dieser Polypenart stammten. Dass zu derselben Zeit bei Helgoland noch mehrere andere Obelia-Arten ebenfalls Medusen sprossen, wurde nicht berücksichtigt.

[1] R. Böhm, Helgolander Leptomedusen. in: Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XII, 1. Heft. p. 1—78. 1878.

Der zuverlässigste Weg, auf dem genannten Gebiete weiter zu kommen, ist wohl der von Züchtungsversuchen im Aquarium. Man kann einerseits versuchen von dem Hydroidpolypen Quallen zu ziehen und sie bis zur Geschlechtsreife aufzubringen, oder umgekehrt mittels geschlechtsreifer Medusen die Ammengeneration zu züchten. Dies letztere Verfahren gelingt aber schwer, weil die Polypen im Aquarium selten die zu ihrem Wachsthum nöthigen Bedingungen finden. Man wird schwerlich mehr als die ersten Jugendstadien erzielen, die eine Speciesbestimmung noch gar nicht möglich machen. Anders ist es mit der Aufziehung der Quallen. Durch tägliches Umsetzen in frisches Seewasser, Kontrolle der Temperatur und eine geeignete Nahrung lässt sich hier viel erreichen. Ein Beweis sind die beiden Versuche, die ich hier mittheilen möchte. Ich habe die Qualle von *Stauridium productum* Wright bis zur vollständigen Geschlechtsreife in zahlreichen Exemplaren gezogen und die Qualle von *Perigonimus repens* Wright bis zu einem jetzt drei Monate alten Exemplare, das sich mit Sicherheit als *Tiara pileata* ansprechen lässt. Diese beiden Versuche sind also gelungen und entschieden ermuthigend. Nicht nur ist für zwei Medusen, von denen die eine bisher unbekannt war, ihre Abstammung sicher erwiesen, sondern auch der ganze Lebenslauf einer derselben verfolgt. Die Schnelligkeit des Wachsthums, die mit dem Wachsthum auftretenden Veränderungen der Form, der Eintritt der Geschlechtsreife, und wahrscheinlich auch der Eintritt des natürlichen Absterbens wurden an der *Stauridium*-Qualle von mir beobachtet. Sind erst die Aquarien der Biologischen Anstalt etwas vollkommener eingerichtet, wird bei der reichen Hydromedusenfauna Helgolands gewiss noch mancher interessante Aufschluss auf dem gleichen Gebiete zu erlangen sein.

Mit den nachfolgenden Beobachtungen über *Stauridium productum*, so lückenhaft sie geblieben sind, weil ich diesen Sommer nur mit Unterbrechungen arbeiten konnte, darf ich wohl hoffen, etwas Neues zu bringen. Die Art ist selten zur Beobachtung gekommen, und jedenfalls nie genauer untersucht. Es mögen hier und da Notizen über dieselbe zerstreut stehen, ich muss mich aber darauf beschränken, hier nur die wichtigeren Arbeiten namhaft zu machen und auf Vollständigkeit der Litteraturangaben verzichten.

Der Gattungsname »*Stauridium*« rührt von DUJARDIN[1] her. Er

---

[1] F. DUJARDIN, Observations sur un nouveau genre de Médusaires. in: Ann. Sc. Nat. Ser. II. Tome XX. p. 370. 1843.

bezeichnete als »Stauridie« in seinem 1843 publicirten Aufsatze den Ammenpolypen der von ihm entdeckten Meduse »*Cladonema radiatum*«. DUJARDIN war bekanntlich der Erste, welcher den ganzen Entwicklungscyklus einer Hydromeduse vom jungen Hydroidpolypen bis zur geschlechtsreifen Meduse an Exemplaren von *Cladonema*, die er in Aquarien hielt, verfolgte.

Während aber DUJARDIN den *Cladonema*-Polypen als eine Art *Syncoryne* auffasste, und GOSSE[1] ihn als *Coryne stauridia* beschrieb, erkannte WRIGHT[2], der Entdecker des nahe verwandten *Stauridium productum*, dass durch den Besitz von geknöpften und ungeknöpften Tentakeln sich der DUJARDIN'sche Hydroid und der, welchen er in der Nähe von Edinburgh gefunden hatte, von der Gattung *Syncoryne* unterschieden. Er schuf desshalb für den *Cladonema*-Polypen und seine neu gefundene Art »*productum*« die Gattung *Stauridia*.

1862 aber machte HINCKS[3] die Mittheilung, dass das Gonosom von *Stauridia productum* Wright wesentlich verschieden sei von dem Gonosom der »Stauridie« DUJARDIN's. Während letzteres (*Cladonema radiatum* Duj.) eine mit acht verzweigten Tentakeln versehene kriechende Meduse ist, fand HINCKS, dass die Meduse von *Stauridia* oder, wie er schrieb, von *Stauridium productum* eine echte Sarsia und nicht zu unterscheiden sei von den Medusensprösslingen einer *Syncoryne eximia*. Es handelte sich also trotz der großen Ähnlichkeit der Polypen um zwei verschiedene Genera. HINCKS beschränkte desshalb den Genusnamen *Stauridium* auf die Species *Stauridium productum* Wright, während er den DUJARDIN'schen Polypen *Cladonema* nannte.

1868 gab HINCKS[4] eine vortreffliche Beschreibung und Abbildung der eben abgelösten Meduse von *Stauridium*. Er identificirte mit *St. productum Coryne cerberus* Gosse[5] und vereinigte die Gattungen *Cladonema* und *Stauridium* zur Familie der *Stauridiidae*.

ALLMAN[6] stellt dagegen in seiner berühmten Monographie 1871

---

[1] P. H. GOSSE, A Naturalist's Rambles on the Devonshire Coast. 1853. p. 257. Pl. XVI.

[2] T. STRETHILL WRIGHT, Observations on British Zoophytes. in: The Edinburgh New Phil. Journ. Vol. VII. New Ser. 1858. p. 283. Pl. VII, Fig. 6—8.

[3] TH. HINCKS, On the Production of similar Gonozoids by Hydroid Polyps belonging to different Genera. in: Ann. Nat. Hist. for December 1862.

[4] TH. HINCKS, A History of the British Hydroid Zoophytes. 1868. p. 68. Pl. XII, Fig. 1 et 1*a*.

[5] l. c. p. 222. Pl. XIV, Fig. 4—6.

[6] G. J. ALLMAN, A monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids. 1871. p. 356 u. 363. Pl. XVII, Fig. 11—12.

sonderbarerweise *Cladonema* mit *Nemopsis* zusammen in die Familie der *Cladonemidae*, während er *Stauridium*, das er nach eigenen Beobachtungen beschreibt und abbildet, mit *Pennaria*, *Halocordyle*, *Vorticlava*, *Heterostephanus*, *Acharadria* und *Acaulis* die Familie der **Pennariidae** bilden lässt.

HAECKEL[1] führt 1879 die Meduse von *Stauridium* in seinem Verzeichnis obsoleter Medusennamen.

Über die Verbreitung von *Stauridium productum* ist nicht viel bekannt. STR. WRIGHT fand die Art am Firth of Forth (»on the shore at Caroline Park near Edinburgh; on *Plumularia falcata*«). HINCKS beobachtete sie bei Ilfracombe (Bristol Kanal) »in rock pools on the Cap stone, very abundant«. ALLMAN erhielt sie bei Penzance (Kanal, Südküste von Cornwall). McINTOSH[2] erwähnt sie verschiedentlich für St. Andrews. DU PLESSIS[3] nennt sie in seinem Verzeichnis der Hydroiden von Neapel. Die Neapler Station führt die Art auch in ihrem Preisverzeichnis konservirter Seethiere.

Die Art scheint sowohl in ganz flachem Wasser als auch in etwas größeren Tiefen fortzukommen. HINCKS und ALLMAN fanden sie auf dem Boden flacher Felsenlöcher wachsend, ALLMAN fügt hinzu: »a little above low water mark«. DU PLESSIS erhielt die Polypen an der Glaswand von Aquarien und an den Beinen einer *Maja squinado* aus dem großen Aquarium der Station; außerdem an Spongien und an Schalen von *Cardium* von der Secca di Gajola aus 30—35 Meter Tiefe; ferner an Felsstücken von Nisita und in einem Glase mit Seewasser, das seit langer Zeit mit Algenwuchs gestanden hatte.

Die Helgoländer Stauridien, die ich trotz mancher Unterschiede, doch für specifisch mit den von HINCKS und ALLMAN beschriebenen halten möchte, beobachtete ich ausschließlich in einem flachen Aquarium der Biologischen Anstalt.

Ehe ich jedoch auf die nähere Beschreibung der Art, und zwar zunächst der Polypengeneration, eingehe, möchte ich zuvor die HINCKS'sche Diagnose citiren, und dieser sogleich eine gegenüber-

---

[1] E. HAECKEL, Das System der Medusen. Jena 1879. p. 655.

[2] McINTOSH, On the pelagic fauna of the Bay of St. Andrews during the months of 1888. in: Seventh Annual Report of the Fishery Board of Scotland. p. 529.

[3] G. DU PLESSIS, Catalogue provisoire des Hydroïdes Médusipares (Hydroméduses vraies) observés durant l'hiver 1879—1880 à la Station zoologique de Naples. in: Mittheil. Zool. Stat. Neapel. Bd. II. p. 145.

stellen, die auf meinen eigenen Beobachtungen beruht. Es werden auf diese Weise die Abweichungen der Helgoländer Form, die möglicherweise noch zu einer specifischen Abtrennung führen können, sofort ins Licht treten.

HINCKS hat l. c. 1868 die Polypengeneration folgendermaßen charakterisirt:

»Stem smooth, simple or slightly and irregularly branched, Polypites elongate, reddish, the oral extremety opake white, with 12 tentacles (in the adult state) disposed in three whorles of four, furnished with numerous palpocils, the capitula of the uppermost row larger than the rest; false tentacles (tactile organs) 4—6, usually suberect; Gonophores borne at the base of the lower tentacles, pyriform, slightly pedunculate of a pinkish colour, not more than one or two on a polypite.«

Indem ich die Reihenfolge obiger Charaktere ungefähr beibehalte, muss ich die Speciesdiagnose nach meinen Beobachtungen, wie folgt, abändern.

»Hydrorhiza dünn fadenförmig, vielfach unregelmäßig verzweigt, nicht anastomosirend, reich an Nesselzellen und von einem dünnen Perisark umgeben. Hydranthen ausgestreckt cylindrisch oder keulenförmig etwa 2 mm lang, sehr kontraktil, röthlich gefärbt (an der Basis weniger), meist auf kurzen, unverzweigten Stielen, mit drei bis vier Wirteln dick geknöpfter und einem proximalen Wirtel nicht geknöpfter Tentakel. Die Stärke der Knöpfe nimmt bei ersteren oral-proximalwärts wirtelweise ab. Die Wirtel enthalten vier bis sechs, häufig fünf Tentakel. Die Tentakel haben abwechselnde Stellung zu denen der Nachbarwirtel; bei vier Tentakeln Kreuzstellung. Die Wirtel geknöpfter Tentakel in gleichen Abständen von einander. Auf der Mitte zwischen unterstem Wirtel geknöpfter Tentakel und Basis des Polypen der Wirtel ungeknöpfter Tentakel. Fuß des Hydranthen eine kurze Strecke weit von sehr feinem Perisark umgeben. Medusenknospen meist an Stelle der Tentakel des dritten Wirtels liegend (vom Munde ab gezählt), nicht mehr wie vier. Niemals geknöpfte Tentakel pedalwärts von Medusenknospen. Knospen kurz gestielt, reifere mit einwärts umgeschlagener Umbrella.«

Die Polypenstöcke von *Stauridium* wurden zuerst Mitte April in

einem flachen Aquarium der Biologischen Anstalt an kleinen Felsstücken bemerkt. Persönlich habe ich sie vom 19. April an unter Beobachtung gehabt. Die Hydranthen zeigten, als ich sie zuerst untersuchte, keine Medusenknospung. Es fiel mir aber sofort auf, dass sie mehr Tentakeln hatten, als ich bei den Autoren angegeben fand. Die Mehrzahl besaß vier Wirtel geknöpfter Tentakel, statt der sonst beobachteten drei und in dem oralen und darauf folgenden Wirtel häufig fünf Tentakel statt der vier kreuzweise gestellten. Nach einigen Tagen guter Fütterung mit Copepoden nahm die Kolonie bald an Umfang zu, und es zeigten sich die ersten Anlagen junger Medusen. Diese lösten sich bald darauf von den Hydranthen ab und wurden nun in einem besonderen Glase unter guter Pflege gehalten. Sie wuchsen sehr rasch heran und erreichten in wenigen Wochen eine Größe von 10 mm Glockenhöhe; schon auf halber Größe aber begann sich um das Manubrium herum die ringförmige Gonade zu entwickeln. — Die Polypenkolonie vermehrte sich inzwischen rasch; namentlich schien ihrer Entwicklung das Auftreten einer braunen Alge förderlich zu sein (Kulturzwergform von *Ectocarpus confervoides* Roth.), mit deren Fäden die Hydrorhiza des *Stauridium* zusammenwuchs. Stücke der Alge wurden mit den an ihr wachsenden Hydroiden vom Stein abgelöst und wuchsen an der Oberfläche des Behälters schwimmend weiter. So entstanden schwimmende Kolonien von *Stauridium*, die sich sehr kräftig entwickelten und eine leichte Ernährung hatten, weil sich die Copepoden meist an der Oberfläche aufhielten. Indem sich diese Kolonien gelegentlich an die Behälterwand anlegten, gaben sie Veranlassung zur Entstehung vieler neuen Kolonien, die ursprünglich alle von der ersten herstammten und daher auch leider alle gleichen Geschlechts waren; denn alle Medusen, die ich von ihnen erhielt, erwiesen sich als männliche.

Zur näheren Kenntnis der Stauridiumpolypen möchte ich der obigen Beschreibung noch Folgendes hinzufügen.

Die *Hydrorhiza* zeigt mit bloßem Auge betrachtet eine gelbliche Färbung. Ihre Dicke ist 0,152 mm. Das Cönosark ist von einem dünnen Perisark umgeben, das auch die Basis der Hydranthen in kurzer Ausdehnung umgiebt. Das Perisark liegt dem Cönosark, von dem es ausgeschieden wird, an vielen Stellen, so namentlich den jüngeren kräftig wachsenden Stolonen, dicht an, an anderen Stellen durchzieht das Cönosark das Perisarkrohr als ein mehr oder minder dünner Strang. Überall ist das Ektoderm des Cönosarks vollgepfropft mit Nesselzellen von zwei verschiedenen Größen (Taf. VII, Fig. 12).

Diese häufen sich an den Enden der Stolonen besonders an und bilden hier eine knopfartige Anschwellung (Taf. VII, Fig. 17, 19). Da sich die Stolonen an ihrem Ende gabelig theilen können, sieht man manche von ihnen auch mit zwei solchen Nesselknöpfen endigen. Die Stolonen, s. Taf. VIII, Fig. 4, bilden ein vielfach verzweigtes Wurzelwerk, dessen einzelne Fäden oft einen etwas winkeligen Verlauf haben und die je nach ihrem Alter an Dicke etwas variiren. Die auf eine lange Strecke fortlaufenden, zahlreiche Stolonen abzweigenden Fäden könnte man als Hauptrhizome von den Zweig- oder Nebenrhizomen unterscheiden. Nirgends fand ich Anastomosen im Rhizom, obwohl Allman, l. c. Pl. XVII, Fig. 11 und 12, solche abbildet.

Von den Stolonen entspringen im rechten Winkel zu deren Hauptachse die Stämme der Hydranthen. Ehe aber der Hydranth noch vollständig entwickelt ist, kann sich von seinem Stamme schon wieder ein neuer Stolon abzweigen, der seinerseits wieder Hydranthen treiben kann (Taf. VII, Fig. 17*a*). Man kann also in gewissem Sinne von einer Verzweigung des Hydranthenstieles sprechen. Es ist aber festzuhalten, dass derartige Verzweigungen selten sind und dass ich niemals aus dem Hydranthenstiel direkt einen neuen Hydranthen sprossen sah. Die Hydranthen wachsen also ausschließlich an den Stolonen, aber selbst ein eben hervorgesprosster Stolon kann, wie Taf. VII, Fig. 17*b* zeigt, bereits einen Hydranthen knospen. Die Figuren 18 und 19 stellen die in Fig. 17 gezeichneten Hydranthen- und Stolonenknospen einen Tag älter geworden dar. Man sieht daraus, mit welcher Schnelligkeit das Wachsthum vor sich geht, denn an den Polypen haben sich inzwischen sowohl Medusenknospen als auch die ungeknöpften Tentakel angelegt. Die Hydranthenstiele können lang auswachsen und den Charakter gewöhnlicher Rhizomfäden annehmen.

Die Hydranthen setzen sich von ihrem Stiel durch eine kleine Einschnürung, den sog. Hals ab. Sie sind, wenn sie sich völlig ausstrecken, reichlich 2 mm lang und dann von einfach cylindrischer Form. Kontrahiren sie sich aber ein wenig, so wird ihre Gestalt keulenförmig. Sie sind sehr kontraktil und beweglich; sie können sich stark krümmen und ihr orales Ende vollkommen umbiegen. Oft wiegen sie sich auf ihrer Basis ruhend vollkommen ausgestreckt bleibend hin und her, manchmal aber wird dieselbe Bewegung plötzlich und gleichsam schlagend ausgeführt. Durch Verschlucken großer Copepoden können sie ein sehr deformirtes Ansehen bekommen. Auch die Tentakel sind etwas kontraktil und flexibel. Besonders können

die ungeknöpften Tentakel, wie ein Blick auf die Fig. 5, 7 zeigt, eine sehr verschiedene Haltung annehmen.

Die Tentakel sind keineswegs ihrer Stellung und Zahl nach, konstant so, wie es die englischen Autoren schildern. Die Wirtelstellung z. B. ist manchmal sehr verwischt. Taf. VII, Fig. 5 zeigt einen Hydranthen mit zwei sich gegenüberstehenden Tentakeln dicht unterhalb des oralen Tentakelkranzes. Da sich dieser gelegentlich aus sechs Tentakeln zusammensetzt, könnte man in diesem Falle vielleicht annehmen, dass sie noch zum oralen Wirtel gehörten, und der betreffende Hydranth demnach im Grunde dreiwirtelig wäre. Ähnlich verhält sich der zweite Tentakelwirtel des Hydranthen, Taf. VII, Fig. 16, welcher aus sechs Tentakeln bestünde, von denen zwei unterhalb der eigentlichen Wirtelebene liegen. Eine noch größere Auflösung der Wirtelordnung zeigt der Hydranth Taf. VII, Fig. 6. Auch bei den ungeknöpften Tentakeln ist die Wirtelstellung keineswegs immer streng eingehalten.

Die Zahl der zu einem Wirtel gehörigen Tentakel schwankt zwischen vier und sechs. Die Zahl sechs wird aber nur ausnahmsweise und dann meist vom oralen Wirtel oder dem ungeknöpfter Tentakel erreicht. Fünfzählige Wirtel aber sind häufig und bei günstigen Wachsthumsbedingungen sogar die Regel. Keineswegs aber herrscht eine gesetzmäßige Übereinstimmung der Tentakelzahl für alle Wirtel eines Hydranthen, und besonders ist der Wirtel ungeknöpfter Tentakel ganz unabhängig von den Zahlenverhältnissen der geknöpften. Es kann in allen Wirteln die Vierzahl herrschen und doch können fünf, ja sogar sechs ungeknöpfte Tentakel vorhanden sein. So viel scheint mir auch festzustehen, dass die Tentakelzahl der unter dem oralen Kranz gelegenen Wirtel geknöpfter Tentakel, die der oralen Tentakel nicht übersteigt. Besteht dieser also aus vier Tentakeln, so haben die anderen Wirtel nicht mehr. Welches nun aber auch die Tentakelzahlen sind, das Princip der Wechselstellung wird möglichst eingehalten, so dass, den Hydranthen auf den Mund gesehen, die Tentakel des einen Wirtels in die Zwischenräume der Tentakel des anderen fallen.

Schließlich noch ein Wort über die Zahl der Wirtel geknöpfter Tentakel. — Als ich sie zum ersten Male untersuchte, besaß die Kolonie vorwiegend Hydranthen mit vier Wirteln. Als ich sie nach einiger Zeit, während dessen die Knospung junger Medusen begonnen hatte, wieder vornahm, fand ich zu meiner Verwunderung fast ausschließlich solche mit drei Wirteln. Einige

von ihnen, s. Taf. VII, Fig. 6 und 7 trugen, da wo sonst der unterste Wirtel geknöpfter Tentakel liegt, Medusenknospen. Ich glaubte Anfangs, dass eine Rückbildung der Tentakel des vierten Wirtels stattgefunden hätte, entdeckte aber hierfür keinerlei Anzeichen und muss demnach annehmen, dass die vierwirteligen Individuen zu Grunde gingen. Auch solche mit vollständigen drei Wirteln wurden, als die Knospung lebhaft zunahm, selten, vielmehr waren einzelne oder selbst alle Tentakel des dritten Wirtels (vom Munde aus gezählt) durch Medusenknospen ersetzt (s. Taf. VII, Fig. 5, 9, 14). Die Hincks'sche Aussage, dass die Gonophoren an der Basis der unteren Tentakel liegen, traf für meine Exemplare nicht zu. Die Medusenknospung vollzog sich auf Kosten von Tentakeln; die Anlagen der jungen Quallen nahmen den Platz von Tentakeln ein, und Taf. VII, Fig. 14 stellt einen Hydranthen dar, bei welchem an Stelle des dritten Tentakelwirtels ein vollständiger Wirtel junger Medusen liegt. Die Abnahme der Tentakelzahl während der Zeit der Medusenknospung war besonders klar bei dem sehr interessanten in Taf. VII, Fig. 15 abgebildeten Exemplare. Bei ihm gelangten überhaupt keinerlei Tentakel zur Ausbildung, sondern es entstanden bei ihm an Stelle der oralen Tentakel sofort Medusenknospen. Aus dem Mangel von ungeknöpften Tentakeln an diesem Polypen lässt sich auch fast mit Bestimmtheit entnehmen, dass der Mangel von Tentakeln nicht von Resorption früher vorhanden gewesener herrührt. Die ungeknöpften Tentakel, die ja, ganz außerhalb der Region der Medusenknospung, der Basis des Hydranthen am nächsten liegen, legen sich nämlich an, nachdem der orale Tentakelwirtel ausgebildet ist und der zweite auch, oder dieser wenigstens heranwächst. Wäre der zweite Wirtel von Tentakeln also überhaupt dagewesen, würden sich an dem Hydranthen auch vermuthlich die ungeknöpften Tentakeln gebildet haben. Der gänzliche Mangel derselben bei dem Fig. 15 abgebildeten Polypen weist also darauf hin, dass zum mindesten der zweite und dritte Tentakelwirtel nicht zur Anlage kamen. — Wenn Hincks die Medusenknospung an die Basis der unteren Tentakel verlegt, so erkläre ich mir das damit, dass, so gut wie es einzelne Tentakel thun, auch die sie vertretenden Medusenknospen bisweilen aus der Wirtelebene herausgerückt liegen mögen.

Der tentakellose Hydranth von *Stauridium* erinnert an ähnliche Hydranthen von *Syncoryne gravata*, die Wright und Hincks abgebildet haben (s. Taf. IX, Fig. 3), doch scheint in diesen Fällen der Erscheinung eine andere Ursache zu Grunde zu liegen. Hincks schreibt darüber:

»At the same time the polypites are often more or less affected. The tentacles are sometimes reduced by absorption to mere papillae, sometimes they disappear altogether; and in some cases the whole head vanishes and the stem is surmounted by a single gonozoid or occasionally by two. In the month of may I found a large colony in the latter condition, overspreading the underside of a stone on Filey Brigg. The heads of the polypites had in allmost all cases disappeared and each stalk bore near its extremety one or two ovale medusiform bodies attached by a short peduncle.« — Es liegt hier also nach Hincks's Meinung Resorption von vorhanden gewesenen Tentakeln vor. Ich zweifle nicht an der Richtigkeit dieser Beobachtung, halte aber doch eine Bestätigung für wünschenswerth. Jedenfalls wäre es seltsam, wenn das von *Stauridium* festgestellte Verhalten ganz vereinzelt dastände unter den Hydroiden. Es ist vielmehr anzunehmen, dass es unter verwandten Arten weitere Verbreitung hat. Natürlich wird es sich bei solchen Formen, wo die Tentakel nicht in weit von einander getrennten Wirteln, sondern vielmehr zerstreut stehen, viel schwerer entdecken lassen.

Bezüglich der Wirtelzahl sei noch hinzugefügt, dass ungünstige Bedingungen, vielleicht auch die Jahreszeit, die Ausbildung von Wirteln offenbar beschränken. Im September z. B., nachdem die Periode der Medusenknospung längst vorüber war und die Kolonien während der heißen Saison sehr zu leiden hatten, fand ich keine Hydranthen mit mehr als zwei Wirteln geknöpfter Tentakeln. Die Pflege war gut, für reichliche Ernährung war gesorgt, und es legten sich zahlreiche Hydranthen an den Stolonen an; aber alle erreichen sie nur eine sehr mäßige Größe. Die Zahl der zu einem Wirtel gehörenden Tentakeln wurde aber offenbar dadurch nicht beeinflusst, denn die entschiedene Mehrzahl der Polypen besaß fünfzählige Wirtel.

Über die Anlage der ungeknöpften Tentakel sagt Hincks »the row of false tentacles seems to be produced contemporaneusly with the first series of capitate arms«. Dem gegenüber möchte ich nochmals ausdrücklich feststellen, dass ich ausnahmslos den zweiten Wirtel angelegt fand, ehe die ungeknöpften Tentakeln da waren. Wie Taf. VII, Fig. 4 beweist, ist manchmal sogar der zweite Tentakelwirtel vollkommen ausgewachsen, ehe von jenen eine Spur zu entdecken ist, s. auch Taf. VII, Fig. 18 und 19.

Auch was Hincks über die Entstehungsweise der geknöpften Tentakel aussagt, kann ich nicht bestätigen. Er schreibt nämlich:

»the young are found with only two, three or four of the capitate tentacles, placed a little below the oral aperture«. Nach meinen Beobachtungen aber legen sich die Tentakel eines Wirtels stets gleichzeitig an, so dass schon an jungen Knospen die Anlage der fünf Mundtentakel in Gestalt von fünf buckelförmigen Ausbuchtungen sichtbar ist (Taf. VII, Fig. 10).

Nach dem Gesagten wird es auch verständlich sein, dass ich die HINCKS'sche Meinung, *Coryne cerberus* Gosse (s. Taf. IX, Fig. 4) sei eine auf ein unreifes Exemplar von *St. productum* gegründete Art, nicht ohne Weiteres theilen kann. Nach meinem Material würde ich eher glauben, dass es sich bei der GOSSE'schen Species um *Cladonema* handelt, jedenfalls aber um eine von *Stauridium productum* verschiedene Art. Sowohl der Besitz von drei Mundtentakeln als auch der Umstand, dass die ungeknöpften Tentakeln vollständig entwickelt sind, ohne dass ein zweiter Wirtel geknöpfter Tentakeln vorhanden wäre, sprechen gegen eine Übereinstimmung mit unserer Art. Auch der ganze Habitus der beiden GOSSE'schen Polypen ist anders als bei *St. productum*. Besonders ist die breite Basis bei ihnen auffallend; die Hydranthen von *St. productum*, wenn sie durch Kontraktion übrigens die plumpe Form von *Coryne cerberus* annehmen, zeigen doch meist eine starke Verjüngung nach unten.

Ich wende mich nun zur Betrachtung der *Stauridium-Meduse* im jugendlichsten Alter. Man kannte sie bisher nur durch HINCKS, der sie gleich nach ihrer Ablösung beobachtete. HINCKS beschreibt sie mit folgenden Worten: »Umbrella (at the time of liberation) deeply bell shaped, studded with thread cells; manubrium of moderate length, rose coloured; marginal tentacles springing from rose coloured bulbs, on one side of which is a dark reddish-brown ocellus, very extensile, set along their entire length with knotlike clusters of thread cells, and terminating in a spherical bulb.« Sowohl diese Beschreibung als auch die Abbildung, die HINCKS giebt (s. Taf. IX, Fig. 1), stimmen mit den von mir gezogenen jungen Quallen fast überein. Nur das ist mir auffallend, dass HINCKS den lebhaft gefärbten, trichterförmig erweiterten Stielkanal nicht erwähnt und abbildet, den meine Exemplare konstant besaßen, der sich bei vielen wahrscheinlich auch dauernd erhält und durch seine Form und Färbung ein charakteristisches Merkmal abgiebt. Auch die Gestalt der jungen Qualle ist, wie ein Vergleich meiner Taf. VIII, Fig. 1 und der HINCKS'schen Abbildung ergiebt, bei den Helgoländer Exemplaren etwas abweichend. Die Umbrella ist dorsal weniger verjüngt und das Manubrium

kleiner. Sie gleicht mehr der McCrady'schen Abbildung[1] von *Sarsia turricula* (s. Taf. IX, Fig. 5), die Hincks auch für möglicherweise identisch mit *Stauridium* hält, aber auch bei ihr scheint der für unser *Stauridium* charakteristische weite Stielkanal der jungen Meduse zu fehlen. — Die Gallerte der jungen Sarsia hat so ziemlich überall die gleiche Dicke. Dies ändert sich aber bei weiterem Wachsthum erheblich.

Wie ich bereits oben sagte, ist es mir gelungen, die *Stauridium*-Quallen bis zur vollständigen Geschlechtsreife und bis zu einer Glockenhöhe von reichlich 10 mm heranzuziehen. Die Quallen machen während ihres Wachsthums verschiedene Veränderungen durch, als deren wesentlichste ich die Dickenzunahme der Gallerte und das Wachsthum des Manubriums hervorhebe. — Das Wachsthum vollzieht sich rasch. Die eben frei gewordene Qualle hat eine Glockenhöhe von reichlich 1 mm und einen Durchmesser von knapp 1 mm. Nach etwa sechs Tagen ist sie schon bedeutend größer geworden und besitzt nun eine Glockenhöhe von 3 und einen Durchmesser von 2 mm. Die kleine Qualle schwimmt lebhaft umher; die Tentakel werden nicht weit ausgestreckt und meist so gehalten, das der proximale Theil schräg nach außen und oben gestreckt wird und von ihnen der distale Theil in einem scharfen Winkel abgeknickt herabhängt. Das Manubrium hat eine Länge von etwa $^2/_3$ der Glockenhöhle. Die Form der Glocke ist eine schön gewölbte. Die Gallerte hat jetzt im Scheitel an Dicke sehr zugenommen, verdünnt sich dagegen allmählich nach dem Glockenrande zu. Mit dem Mikroskop bemerkt man auf der Exumbrella einzelne zerstreut stehende kleine Nesselzellen von annähernd runder Form. Die Oberfläche der Glocke hat eine offenbar klebrige Beschaffenheit, da sie sich bei etwas trüberem Wasser mit Schmutz bedeckt, der sehr fest auf ihr zu haften scheint. Der Stielkanal, der sich über dem Magen trichterförmig erweitert und hier sehr auffallend gefärbt ist, ist meist seiner ganzen Länge nach erhalten. Sein dorsales Ende ist vollkommen durchsichtig und schwer zu bemerken, zuweilen erkennt man deutlich im Scheitel der Exumbrella eine in den Kanal hineinführende trichterförmige Vertiefung. Das mittlere Stück des Kanals ist durch etwas Färbung und Körnchen gekennzeichnet. Vom Manubrium wäre noch der Besatz von Nesselzellen im Ektoderm zu erwähnen, die sich um den Mund herum, manch-

[1] McCrady, Gymnophthalmata of Charleston Harbor. in: Proc. Elliot. Soc. Vol. I. p. 138. Pl. VIII, Fig. 6.

mal kranzförmig, anhäufen. Das Velum ist breit. — Gefärbt sind an der übrigens durchsichtigen Meduse das Manubrium und dessen Scheitelaufsatz (Erweiterung des Stielkanals), sowie die Tentakel und deren Bulben. Die Färbung wechselt in ihrer Erscheinung je nach der Beleuchtung, in welcher man die Qualle betrachtet. Besieht man sie z. B. in ihrem Glase bei durchfallendem Lichte, so sehen die gefärbten Theile dunkelbraun aus, während sie rosa erscheinen, wenn man hinter das Glas einen dunklen Gegenstand hält. Unter dem Mikroskop bei schwächerer Vergrößerung und durchfallendem Lichte gesehen ist bei Weitem am intensivsten der trichterförmige Scheitelaufsatz des Magens gefärbt. Er ist lebhaft rothbraun, während das Manubrium schwach bräunlich ist und nur an seiner Basis etwas lebhaftere Färbung zeigt. Unter gleicher Bedingung erscheinen die Tentakelbulben hellbraun mit einem Stich ins Rothe in ihrer oberen Partie. Der Ocellus erscheint schwarz. Nimmt man dagegen starke Vergrößerung, so erscheinen die Bulben lebhaft roth und der Ocellus deutlich dunkelbraun. Auch die Tentakel zeigen, wenn sie kontrahirt sind, in ihrem äußeren Theile ein ähnliches Pigment wie es die Bulben haben.

Da Böhm[1] in seiner Untersuchung der Helgoländer Medusen eine Sarsia als *Sarsia eximia* Allm. beschreibt und abbildet und die Glockenhöhe derselben als 4 mm angiebt, dieselben also annähernd die Größe haben der eben beschriebenen Wachsthumsstufe von *Stauridium*, so sei betont, dass zwischen meiner *Sarsia Stauridii* und Böhm's Sarsia keinerlei Ähnlichkeit herrscht, und eine Verwechslung ausgeschlossen ist. Die von Böhm beobachtete Form hat ein langes wurmförmig sich schlängelndes, aus der Glockenhöhle weit hervorragendes Manubrium.

Mit zunehmendem Wachsthum verlieren sich die Nesselzellen der Exumbrella bald. An der etwas über 3 mm hohen Meduse sind kaum noch welche zu entdecken, einzelne aber findet man sogar noch, wenn die Qualle schon 5 mm groß ist.

Am 20. Mai, nachdem sie ein Alter von ungefähr 11 Tagen erreicht hatten, waren die Sarsien 5 mm hoch und 4 mm breit. In dieser Größe hat bereits die Gonadenentwicklung begonnen. Die Gonade umgiebt, wie bei anderen Sarsien, röhrenförmig das Manubrium als eine Ektodermverdickung, die bei unserer Art am Grunde des Manubriums beginnt, an Stärke gegen die Mitte desselben zu-

[1] R. Böhm, l. c. p. 191. Taf. VII, Fig. 1—6.

nimmt und eine Strecke weit oberhalb des Mundes allmählich wieder an Dicke verliert und aufhört. Die Gonade, unter dem Mikroskop gesehen, setzt sich als eine weißlich gelb gefärbte Masse gegen das Braun des Magenentoderms ab. Sämmtliche von meinen Kolonien gezogenen Medusen waren männlichen Geschlechts. Der Ansatz der Gonade am Magengrunde ist ein sehr beachtenswerthes Kennzeichen, das z. B. an sich schon genügt, die Art von *Sarsia tubulosa* zu unterscheiden. Bei dieser bleibt das proximale Ende des Manubriums gonadenfrei.

Auch auf dieser Größenstufe der Meduse behielt der Stielkanal den oben beschriebenen Charakter, und selbst in seinem dorsalen Ende ist er manchmal als ganz feines zellenloses Rohr bis zum Scheitel der Umbrella zu verfolgen. Die Tentakel sah ich 2 cm weit ausgestreckt und mit einem deutlichen Knopf endigen. Die Färbung im Hafenglase bei durchfallendem Lichte war am Magenaufsatz und an den Tentakelbulben gelbbraun oder mehr rothbraun oder sogar ziegelroth.

Am 25. Mai hatte die größte der bisher gezogenen Quallen eine Glockenhöhe von 6 mm. Das durch die Gonade dicker gewordene Manubrium hängt bis zur Öffnung der Glockenhöhle herab. Die Färbung der kolorirten Theile ist intensiver geworden. Das erweiterte Ende des Stielkanals ist intensiv karmoisinroth. Die Tentakelbulben lebhaft rothgelb; auch die Tentakel lebhafter. Das Entoderm des Manubriums bleibt bräunlich, die Gonade gelblich weiß, alles Dies bei durchfallendem Lichte im Hafenglase gesehen. Der intensiv roth gefärbe Magenaufsatz hat nebenstehende Form. Selbst am 6 mm großen Exemplare war der Stielkanal ganz erhalten.

Am 13. Juni, also reichlich 4 Wochen nach ihrer Ablösung, hatten die älteren Quallen eine Glockenhöhe von 10 mm erreicht. Das Manubrium war inzwischen bedeutend gewachsen und hing mit einem Drittel seiner Gesammtlänge aus der Glockenhöhle heraus. Weitere Veränderungen waren nicht zu beobachten. Die Quallen hatten offenbar ihr äußerstes Größenmaß erreicht. Sie lebten auf diesem Stadium noch einige Wochen und gingen dann allmählich zu Grunde. Die Lebhaftigkeit der Färbung war im Vergleich mit dem vorher beschriebenen Stadium entschieden geringer geworden. Die Tentakel wurden oft lang ausgestreckt gehalten und maßen dann etwa 14—15 cm.

Die Speciesdiagnose möchte ich folgendermaßen zusammenfassen:

Stauridium productum (Wright) Hartl. Schirm abgestutzt eiförmig, $1^1/_3$mal so hoch als breit. Magenrohr cylindrisch, wenig kontraktil mit $^1/_3$ seiner Länge aus der Glockenhöhle herabhängend. Gonade an der Basis des Magenrohres beginnend. Über dem Magenrohr eine trichterförmige Erweiterung des Stielkanals. Tentakel 15 cm lang ausdehnbar, mit einem Knopf endigend. Nicht knospenbildend.

Farbe: Magenrohr bräunlich. Gonade gelblich weiß. Tentakelbulben und der Magenaufsatz röthlich.

Größe: Schirmhöhe 10 cm. Schirmbreite (in der Höhe der Basis des Manubriums) 7 cm.

Ontogenie: Amme *Stauridium productum* Wright.

Fundort: Helgoland, im Aquarium der K. Biologischen Anstalt gezogen (ein ganz junges Exemplar wurde im Mai mit dem Auftrieb gefischt).

Die Diagnose bezieht sich auf die von mir gezogenen alten Exemplare (s. Taf. IX, Fig. 6); auf die jüngeren passt sie nicht und ist darüber das oben Gesagte zu vergleichen.

In der Größe und Form der Glocke gleicht die Art *Sarsia tubulosa* Lesson resp. *Sarsia mirabilis* L. Ag. Sie unterscheidet sich von diesen aber leicht durch ihr kürzeres Manubrium und die an der Basis schon beginnende Gonade.

Die Knospungsweise der Stauridiumqualle weicht dadurch etwas von dem gewöhnlichen Modus ab, dass während der Entwicklung der untere Glockentheil sich nach der Glockenhöhle zu umschlägt und bis zum Moment der Ablösung umgeschlagen bleibt. Erst während der Ablösung und durch die dabei ausgeführten kräftigen Kontraktionen der Glocke werden die Tentakel aus der Glockenhöhle heraus nach außen gestoßen, wobei schließlich die gänzliche Ausstülpung und die normale Körperform erreicht wird. Diesen Vorgang hat auch Hincks bereits beobachtet und geschildert.

Die Meduse von *Stauridium productum* ist generisch nicht zu unterscheiden von den Arten der Gattung *Sarsia* und sie würde zu dieser Gattung gehören, wäre nicht ihr Ammenpolyp durch den Besitz eines Wirtels ungeknöpfter Tentakel von den Hydroiden jener, nämlich dem Genus »*Syncoryne*« verschieden. Andererseits ist der Hydroid *Stauridium* aufs nächste verwandt mit der Hydroidengattung *Cladonema*, dessen Meduse aber im Haeckel'schen System weit getrennt von den Sarsien in der eigenen Familie der »*Cladonemidae*«

geführt wird. Diese weite Abtrennung der *Cladonema*-Meduse von den Sarsien habe ich auf Grund der Gonadenform schon früher für unrichtig erklärt[1]. Nun scheint mir der Umstand, dass *Stauridium* eine Meduse erzeugt, die den Sarsien vollkommen gleicht, ein weiterer Fingerzeig für die Richtigkeit meiner Ansicht zu sein.

Damit es möglichst bald festgestellt werde, ob die an den englischen Küsten beobachtete *Stauridium*-Form sich von der Helgoländer specifisch unterscheidet oder es sich nur um lokale Varietäten handelt, möchte ich die Unterschiede beider hier noch einmal einander gegenüberstellen:

Englische Form.	Helgoländer Form.
Hydrorhiza Anastomosen bildend (ALLMAN).	Keine Anastomosen.
Vierzählige Wirtel geknöpfter Tentakel.	Wirtel geknöpfter Tentakel sehr oft fünfzählig; einzeln sechszählig.
Medusenknospen an der Basis von Tentakeln entspringend.	Medusenknospen an Stelle geknöpfter Tentakel.
Junge Meduse ohne Stielkanal.	Junge Meduse mit weitem Stielkanal.

Ich wende mich nun zu meinen Beobachtungen über die Abstammung von *Tiara pileata* L. Ag.

Diese Tiara, die an den europäischen Küsten bekanntlich eine weite Verbreitung hat und u. a. auch im Mittelmeer häufig ist, erscheint bei Helgoland jeden Herbst in großen Scharen und zwar erhält man sie in allen Altersstufen. Junge Exemplare kommen schon Anfang Juli, die Hauptzeit für sie ist aber der September und erst im December verschwindet sie wieder. Ganz jugendliche Exemplare mit nur zwei ausgebildeten Tentakeln (*Amphinema*-Stadium, Taf. VIII, Fig. 18), von denen ich die verschiedensten Übergänge zu den erwachseneren Exemplaren beobachtete, waren mir schon seit längerer Zeit bekannt, und aus ihrem Auftreten war zu schließen, dass sich die *Tiara* von einer bei Helgoland vorkommenden Hydrozoenart ablösen werde.

Diesen Hydroiden festzustellen ist mir diesen Sommer gelungen. Es ist eine auf *Nucula nucleus* lebende *Perigonimus*-Art, die ich für

[1] CL. HARTLAUB, Zur Kenntnis der Anthomedusen. in: Nachr. Königl. Ges. Wiss. Göttingen. 1892. Nr. 1. p. 18.

P. repens Wright halte. Die Mehrzahl der bei Helgoland sehr gemeinen kleinen Bivalve ist mit diesem Hydroiden bewachsen (Taf. VIII, Fig. 12). — Am 17. Juli erhielt ich eine Anzahl solcher kleiner Muscheln, von deren Hydroiden sich in kurzer Zeit eine Menge kleiner Quallen ablöste. Die Medusenknospung war offenbar auf der Höhe. Auch jetzt, Anfang Oktober, habe ich noch einmal *Nucula* fischen lassen und an den *Perigonimus* einzelne Knospen gefunden.

Leider habe ich mit dem Versuch, die kleinen Perigonimusquallen aufzuziehen, nicht so viel Glück gehabt, wie mit denen von *Stauridium*. Ihre Ablösung und Entwicklung fiel in eine heißere Jahreszeit, ihre Ernährung war nicht recht zu regeln, da sie Copepoden verschmähten und schließlich konnte ich mich persönlich ihrer Pflege nur ganz vorübergehend widmen. Trotz dieser ungünstigen Verhältnisse aber sind doch eine kleine Anzahl zu weiterer Entwicklung gelangt und eine von ihnen lebt noch heute in meinem Aquarium.

Die *Perigonimus*-Art, die ich vorbehaltlich *P. repens* nenne, lässt sich folgendermaßen charakterisiren:

Hydranthenstiele einzeln, in Zwischenräumen von einer dünnen, anastomosirenden Hydrorhiza entspringend, an der Basis etwas geringelt, aufgerichtet, unverzweigt, von einem subchitinösen, dicken Perisark umgeben, das zahlreiche kleinste Fremdkörper enthält und hellrothbraun oder gelblich gefärbt ist, und sich um den Hydranthenkopf herum becherförmig erweitert. Totalhöhe der Hydranthen bis 3mm. Hydranthenkopf keulenförmig, bis auf die Tentakelenden zurückziehbar, weiß, mit meist 6—8 ziemlich langen Tentakeln. Medusenknospen von der Hydrorhiza und von den Stämmen einzeln entspringend, ziemlich lang gestielt (selten zwei Knospen an einem Hydranthenstiel und dann in Abständen entspringend). Helgoland auf *Nucula nucleus* (Taf. VIII, Fig. 5—7, 9, 12, 13).

Es ist wahrscheinlich, dass die Art in ihrem Vorkommen nicht auf *Nucula* beschränkt ist, doch kann ich darüber Bestimmtes augenblicklich nicht angeben.

Die Form weicht, wie aus der obigen Beschreibung hervorgeht, in einigen Punkten von der bei Hincks[1] stehenden Diagnose ab. Während Hincks die Größe der Hydranthen als $1/8$—$1/4$ inch angiebt, war $1/8$ inch bei den meinigen das Maximalmaß. Die Medusen-

[1] Th. Hincks, l. c. p. 90. Pl. XVI, Fig. 2.

knospen entspringen nach Hincks nur an den Stämmen und haben sehr kurze Stiele. Bei den meinigen aber entspringen sie auch von der Hydrorhiza und ihre Stiele sind von ansehnlicher Länge. In letzteren beiden Punkten würde die Helgoländer Form mit *P. minutus* Allm. harmoniren, die Hincks übrigens auch für identisch mit *P. repens* hält.

Die jungen Medusen, welche ich zog, stimmen mit den Abbildungen kleiner *Perigonimus*-Quallen bei Wright[1], Hincks[2] und Allman[2] darin nicht überein, dass sie sehr breite Radiärkanäle haben. Gerade diese Eigenthümlichkeit trägt aber wesentlich dazu bei, ihnen schon im jugendlichsten Alter ein *Tiara*-artiges Aussehen zu geben.

Ich habe Taf. VIII, Fig. 18 eine ganz junge *Tiara* abgebildet, die ich am 9. Juli aus dem Auftrieb bekam. Sie hat im Vergleich zu den von mir gezogenen Exemplaren ein auffallend weites, kurzes Manubrium und besitzt einen Stielkanal. Übereinstimmend mit der von Wright l. c. beschriebenen jungen *P. repens*-Qualle hat sie keine Ocellen. Von den gezogenen Exemplaren habe ich kurz nach der Ablösung leider keine Skizze gemacht, wohl aber von einem fünf Tage alten. Von den kleinen Quallen auf diesem Stadium hatten manche einen spitzen, andere einen stumpfen Scheitelaufsatz. Die Radiärkanäle waren stets von bedeutender Breite. Bei einem Exemplar war das zweite Tentakelpaar bereits stummelförmig vorhanden und zwar mit Ocellen an den Bulben, während dem ersten Tentakelpaar die Ocellen fehlten. An einigen war schon die Anlage interradialer Tentakel in Form ganz schwacher Verdickungen des Glockenrandes zu sehen. Die Exumbrella war überall dicht mit Nesselzellen bedeckt. Ein Stielkanal fehlte der untersuchten Zahl von Exemplaren. Die Pigmentirung des Magens und der Tentakelbulben war dunkelbraun. Die Tentakel waren ganz wie es Wright l. c. abgebildet hat, enorm ausdehnungsfähig. Das Schwimmen geschah sehr energisch und im Zickzack. — Man bemerkt noch keine Spur von Gonadenbildung; auch die sog. Mesenterien sind noch nicht entwickelt und der vierlippige Mundrand noch nicht in Falten gelegt.

Die Entwickelung meiner Tiaren machte, weil wahrscheinlich die richtige Nahrung fehlte, sehr langsame Fortschritte. Die Quallen

---

[1] T. Strethill Wright, Observations on British Zoophytes. in: Proc. R. Phys. Soc. Edinburgh. Vol. I. 1854—1858. p. 450. Pl. XXII, Fig. 5.

[2] l. c.

hielten sich vorwiegend am Grunde des Behälters auf, was wohl weniger ihre Eigenthümlichkeit, als ein Zeichen schlechten Befindens war. Erst nach fünf Wochen (am 23. August) war das zweite Tentakelpaar völlig ausgebildet, das dritte Paar in Form kleiner Stummel mit Ocellus vorhanden und das vierte, ganz winzig, ebenfalls angelegt. Am 31. August fand ich bei einem Exemplar auch die adradialen Tentakel eben angedeutet. Dasselbe besaß ausnahmsweise einen feinen durchsichtigen Stielkanal, s. oben. Seine Glockenhöhe war 2½ mm und die Glockenbreite 2 mm. Die Gonaden und die sog. Mesenterien waren noch nicht entwickelt, der Mundrand noch einfach.

Wie ich an einem aus dem Auftrieb erhaltenen Exemplar erfuhr, beginnt die Gonadenbildung aber bald darauf. Das Exemplar zeigte die ersten Spuren davon. Von den Tentakeln waren aber nur die zwei ersten Paare ganz ausgebildet, die interradialen Paare kurz stummelförmig und die adradialen knopfförmig.

Das jetzt noch lebende Exemplar von den am 17. Juli geborenen ist durch eine kleine Verletzung der Gallerte, die es vor einigen Wochen erhielt, wohl in seiner Entwicklung noch mehr gehemmt worden, als die anderen. Es hat sich aber offenbar ganz wieder erholt und befindet sich augenblicklich sehr wohl. Ich ernähre es mit kleinen Sagitten. Die Glockenhöhe beträgt 2½ mm. Die Färbung des Magens und der Tentakelbulben ist bei auffallendem Licht gelblich weiß. Die Radiärkanäle sind sehr breit und haben eine etwas ausgezackte Kontour. Die vier radialen Tentakel sind vollständig entwickelt, die vier interradialen stummelförmig. Ocellen fehlen. Die Mundlippen sind noch einfach. Das Manubrium ist klein und zeigt keine Spur von Gonaden.

Ich möchte zum Schluss noch erwähnen, dass Metschnikoff[1] aus den Eiern von *Tiara pileata* einen Polypen züchtete. Derselbe entwickelte sich leider nicht weiter. Metschnikoff hielt ihn für eine *Clava* verwandte Form. Aus welchem Grunde er das that, ist mir nicht klar. Der Abbildung nach zu urtheilen lässt er sich sehr gut auf *Perigonimus* beziehen. Die vorhandenen drei Tentakel liegen in gleicher Höhe um den Mund herum und haben die für *Perigonimus* charakteristische Vertheilung der Nesselzellen.

Es sei auch noch darauf hingewiesen, dass es eine *Perigonimus*-Art giebt, die nicht wie unsere Species eine *Tiara* oder eine dieser

---

[1] E. Metschnikoff, Embryologische Studien an Medusen. Wien 1866. p. 77. Taf. I, Fig. 17.

ähnliche Meduse knospt, sondern eine Qualle mit Mundgriffeln. Es ist das die von WEISMANN[1] beschriebene *P. cidaritis* aus dem Golf von Neapel. Wie bei *Stauridium* und *Cladonema* hätten wir also auch bei *Perigonimus* den Fall vor uns, dass aufs nächste verwandte Hydroiden Medusen erzeugen, die nach dem HAECKEL'schen System in verschiedenen Familien stehen. *P. cidaritis* ist daher auch generisch von *Perigonimus* abzusondern. Seine Meduse scheint eine Zwischenform von Margeliden und Tiariden zu sein.

Helgoland, 18. Oktober 1895.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VII.

(Alle Figuren beziehen sich auf Stauridium productum.)

Fig. 1. Junger Polyp mit erster Tentakelanlage. Vergr.

Fig. 2. Junger Polyp, die oralen Tentakel (5) weiter entwickelt.

Fig. 3. Junger Polyp, der zweite Tentakelwirtel angelegt.

Fig. 4. Junger Polyp, der zweite Tentakelwirtel vollständig entwickelt.

Fig. 5. Ausgewachsener Hydranth mit einer Medusenknospe und zwei Tentakeln dicht unterhalb des oralen Wirtels.

Fig. 6. Ausgewachsener Hydranth mit zwei Medusenknospen und unregelmäßiger Tentakelstellung.

Fig. 7. Ausgewachsener Hydranth mit zwei Medusenknospen an Stelle des vierten Wirtels geknöpfter Tentakel.

Fig. 8. Ausgewachsener Hydranth mit einer Medusenknospe, mit vierzähligen Wirteln und regelmäßiger Kreuzstellung.

Fig. 9. Ausgewachsener Hydranth mit zwei Medusenknospen an Stelle des dritten Wirtels.

Fig. 10. Polypenknospe, orale Ansicht mit gleichzeitiger Anlage von fünf oralen Tentakeln.

Fig. 11. Hydranth mit einer Medusenknospe; die ungeknöpften Tentakel sind erst angelegt.

Fig. 12. Ein Stück der Hydrorhiza, stark vergrößert.

Fig. 13. Hydranth mit zwei sechszähligen Wirteln geknöpfter Tentakel.

Fig. 14. Hydranth mit vier Medusenknospen in Kreuzstellung an Stelle des dritten Wirtels.

Fig. 15. Hydranth ohne Tentakel mit drei Medusenknospen am oralen Ende.

Fig. 16. Hydranth mit vier Wirteln geknöpfter Tentakeln.

Fig. 17. Rhizomstück, bei *a* junger Polyp mit Abzweigung eines jungen Stolons; bei *b* junger Stolon einen Hydranthen knospend.

---

[1] A. WEISMANN, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena 1883. p. 117.

Fig. 18. Hydranth *a* der Fig. 17 einen Tag älter. Eine Medusenknospe und die ungeknöpften Tentakel angelegt.

Fig. 19. Hydranth *b* der Fig. 17. Zwei Medusenknospen und die ungeknöpften Tentakel angelegt.

Tafel VIII.

Fig. 1. Junge Stauridiummeduse, gleich nach der Ablösung.

Fig. 2. Etwas älteres Exemplar.

Fig. 3. Vier Tage altes Exemplar.

Fig. 4. Koloniestück von Stauridium productum. Ammengeneration. Vergr.

Fig. 5. Hydranthenkopf von Perigonimus repens. Stark vergr.

Fig. 6. Hydranth von Perigonimus repens mit Medusenknospe.

Fig. 7. Kleiner Hydranth von Perigonimus repens. Kontrahirt.

Fig. 8. Etwa sechs Tage alte Stauridiumqualle. Nat. Größe.

Fig. 9. Perigonimus repens. Basis des Hydranthenstiels.

Fig. 10. Perigonimus repens. Medusenknospe, *t*, Tentakel.

Fig. 11. Junge Tiara pileata, aus dem Auftrieb.

Fig. 12. Nucula nucleus mit Perigonimus repens bewachsen.

Fig. 13. Hydranth von Perigonimus repens. Kontrahirt.

Fig. 14. Medusenknospe von Perigonimus repens im optischen Längsschnitt.

Fig. 15. Medusenknospe von Perigonimus repens. Schräg gesehen. *t*, Tentakel; *ps*, Perisark.

Fig. 16. Junge Tiara pileata. Fünf Tage alt, von Perigonimus gezogen. 22. Juli 1895.

Fig. 17. Junge Tiara pileata. Fünf Wochen alt. Gezogen von Perigonimus. 23. August 1895.

Fig. 18. Junge Tiara, am 9. Juli 1895 im Auftrieb gefangen.

Tafel IX.

Fig. 1. Stauridium productum; eben abgelöste Meduse; nach Hincks l. c. 1868. Pl. XII, Fig. 1*a*.

Fig. 2. Stauridium productum; ein Hydranth nach Hincks, ibid. Pl. XII, Fig. 1.

Fig. 3. Syncoryne gravata; tentakelloser knospentragender Hydranth; nach Hincks, ibid. Pl. X, Fig. 1*d*.

Fig. 4. Coryne cerberus; nach Gosse l. c. Pl. XIV, Fig. 5.

Fig. 5. Sarsia turricula; nach Wright l. c. 1857. Pl. VIII, Fig. 6.

Fig. 6. Stauridium-Medusen, ausgewachsen. Nat. Größe.

Über die Bildung der Follikelhüllen bei den Ascidien.

Von

Matts Floderus

in Upsala.

Mit Tafel X.

Einleitung.

Es sind wohl nur wenige Fragen in der Zoologie Gegenstand so vieler verschiedenen und einander widersprechenden Deutungen gewesen wie die nach der Bildungsweise der verschiedenen Follikelhüllen bei den Ascidien. Auch sagt v. Davidoff (87, p. 36)[1] in einer ersten Abhandlung über die obengenannte Sache: »In Bezug auf die Entstehung der Testa- und Follikelzellen der Ascidien sind alle nur denkbaren Ansichten vertreten, und es ist daher nicht mehr möglich, etwas absolut Neues darüber zu sagen. Die eigene Untersuchung hat hier nur zwischen dieser oder jener Ansicht zu entscheiden.« Das hindert jedoch nicht, dass derselbe Verfasser in einer schon im folgenden Jahre geschriebenen Abhandlung (89)[2] eine ganz neue, von der früheren Auffassung vollständig abweichende Theorie betreffs der Bildung der sog. Testazellen aufstellt.

Auch Fol (83 b, p. 91) äußert sich über denselben Gegenstand folgendermaßen: »Il est, en histoire naturelle comme ailleurs, des questions qui ont été souvent examinées, sans qu'aucune solution satisfaisante ait réussi à s'imposer. L'on tourne dans un cercle;

[1] Bei den Litteraturcitaten bin ich der von Field (siehe das Litteraturverzeichnis) angegebenen Methode gefolgt, indem jedes Werk mit den zwei letzten Ziffern des Jahres der Herausgabe hinter dem Namen des Verfassers bezeichnet worden ist. Wenn mehrere citirte Arbeiten desselben Verfassers in demselben Jahre erschienen sind, habe ich den Ziffern die Buchstaben a, b etc. hinzugefügt.

[2] Die Abhandlung ist 1888 datirt, aber erst 1889 gedruckt.

les opinions les plus contradictoires continuent à se faire jour, sans qu'aucune d'entre elles puisse produire des preuves suffisantes pour faire définitivement abandonner les autres. C'est ce qui se voit surtout, lorsqu'un point important, qui contient la solution cherchée, a constamment été négligé. Dans ces conditions, les opinions peuvent bien renfermer une part de vérité, mais elles ne sauraient satisfaire l'esprit. Pareille chose est arrivée dans les recherches relatives à l'origine de l'ovule et de ses enveloppes chez les tuniciers; chacun passait à côté du point important sans y reconnaître la clef de la position.«

Wenn ich trotzdem die vielfach erörterte Frage von Neuem zur Behandlung aufnahm, so geschah es, weil ich mir theils eine möglichst exakte Vorstellung von der thatsächlichen Entstehung der betreffenden Hüllen bilden, theils eine Erklärung der Ursachen suchen wollte, welche veranlasst haben, dass so viele entgegengesetzte Ansichten über diese Sache dargestellt worden sind, zumal da es nicht anzunehmen war, dass die Verfechter der verschiedenen Theorien ihre Hypothesen aus der Luft gegriffen hätten.

Bei der zoologischen Station Kristineberg an der Westküste Schwedens, wo ich mich in den Jahren 1892, 1893 und 1894 längere oder kürzere Zeit aufhielt, hatte ich Gelegenheit, ein recht reichhaltiges Material von Ovarien aus den meisten dort vorkommenden einfachen Ascidien einzusammeln und dieses Material auch in frischem Zustande zu studiren. Im Frühling 1894 hatte ich das Glück, mit Unterstützung der Königl. Schwed. Akademie der Wissenschaften während eines Monats Studien auch über diesen Gegenstand in Kiel unter der hochgeschätzten Leitung des Prof. W. Flemming zu machen.

In Allem sind 14 Formen von einfachen Ascidien mehr oder weniger eingehend untersucht worden und zwar *Ciona intestinalis* (Lin.) Flem., *C. canina* (O. F. Müll.) Kupff., *Ascidia mentula* O. F. Müll., *A. obliqua* Ald., *Ascidiella venosa* (Traust.) Herdm.[1], *A. patula*

[1] Ich behalte hier für diese Form den Artnamen *venosa*, obgleich ich überzeugt bin, dass sie nicht mit der zuerst von O. F. Müller (1776, p. 225 u. 1777, Vol. I, p. 25, Tab. XXV) beschriebenen und abgebildeten *Ascidia venosa* identisch ist, von welcher er u. A. sagt, dass die eine Öffnung unterhalb der Mitte liege, während bei unserer Form sowohl die Mundöffnung als die Kloakenöffnung sich deutlich oberhalb der Mitte befinden. Im Anschluss an Kiaer (93, p. 35) möchte ich dafür halten, dass die Müller'sche *A. venosa* nur eine rothe Varietät von *A. mentula* ist, welche oft an der Küste von Bohuslän anzutreffen ist und in deren Mantel, wie es Müller gerade in Betreff seiner *A. venosa* beschreibt,

(O. F. Müll.) Kiaer, *Corella parallelogramma* (O. F. Müll.) Kupff., *Styela rustica* (Lin.) Traust. 1883, *Polycarpa pomaria* (Sav.) Kiaer, *Styelopsis grossularia* (van Bened.) Traust., *Cynthia echinata* (Lin.) Stimps., *Molgula nana* Kupff., *M. occulta* Kupff. (? und *Clavelina lepadiformis* (O. F. Müll.) Sav. Indessen ist es mir nicht immer möglich gewesen, und ich habe es auch nicht für nöthig gehalten, alle Entwicklungsstufen der Follikelhüllen jedes untersuchten Thieres ins Einzelne zu verfolgen: so z. B. habe ich oft bei einer Form ein Stadium und bei einer anderen nahestehenden ein darauf folgendes etc. gefunden.

Die verschiedenartigsten Fixirungsflüssigkeiten sind verwendet worden, z. B. schwache Osmiumsäure mit oder ohne nachfolgende Behandlung mit Silbernitrat und Essigsäure nach der MORGAN'schen Methode (90, p. 198), FLEMMING's und HERMANN's Gemische, Chromessigsäure, Pikrinschwefelsäure, Pikrinsalpetersäure, PERÉNYI's Flüssigkeit und absoluter Alkohol. Besonders gute Resultate habe ich durch zwei von v. DAVIDOFF (89, p. 118) zu diesem Zwecke empfohlene Konservirungsflüssigkeiten erhalten, nämlich Sublimat-Essigsäure und Pikrin-Essigsäure. Gute Präparate habe ich auch durch Anwendung des FLEMMING'schen Gemisches bekommen; reine

---

sehr häufig eine Muschel, *Modiolaria*, eingebettet liegt, die sich aber niemals bei unserer Art findet. Dagegen bin ich völlig gewiss, dass die fragliche Art die von TRAUSTEDT (79, p. 438 u. 83, p. 462) zuerst näher beschriebene *Phallusia venosa* ist, wie ich sowohl aus der Übereinstimmung mit seiner Beschreibung als auch aus meiner Untersuchung seiner im Museum zu Kopenhagen aufbewahrten Originalexemplare habe ersehen können. Vielleicht ist diese Art mit MÜLLER's *A. virginea* (1780, Vol. II, p. 12, Tab. XLIX, Fig. 4) synonym. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass sie mit HELLER's *A. virginea* [75, p. 111, Tab. II, Fig. 9—10] identisch ist.) Da es sich aber nicht mit völliger Gewissheit entscheiden lässt, ob nicht KUPFFER's *Phallusia virginea* (75, p. 210) in der That mit MÜLLER's *A. virginea* identisch ist, und da jene zuerst von KUPFFER eingehend beschriebene Art gar nicht dieselbe wie TRAUSTEDT's *P. venosa* ist, wie ich mich durch eine Untersuchung der im Kieler Museum befindlichen Originalexemplare KUPFFER's habe überzeugen können, so habe ich, wenn auch nach einigem Bedenken, den Namen *Ascidiella venosa* (Traust.) Herdm. benutzt und dabei als Autor des Artnamens nicht MÜLLER, sondern TRAUSTEDT citirt. Dazu habe ich mich für berechtigt gehalten, weil der Artname *venosa* in der jüngeren Litteratur für diese Form eingebürgert ist. So verwendet HERDMAN (92, p. 590) in seiner Sammelarbeit über alle damals bekannten Tunicaten diesen Namen für die betreffende Art, die er zum ersten Male unter die Gattung *Ascidiella* stellt, zu welcher Gattung auch ich im Gegensatz zu KIAER dieselbe bringen will und zwar wegen der gegenseitigen Nähe des Ganglions und des Wimperorgans. Dies ist die Ursache, dass auch der Name HERDMAN's als Autorname für dieselbe citirt worden ist.

Osmiumsäure und HERMANN's Gemisch haben sich hingegen als weniger günstig erwiesen, indem sie namentlich die Dotterbestandtheile des Eies allzu stark geschwärzt und bei dem Färben der Präparate nachtheilig gewirkt haben.

Als die beste Färbungsmethode für die in Sublimat- und Pikrin-Essigsäure fixirten Objekte hat sich eine Doppelfärbung mit BÖHMER's Hämatoxylin und Eosin erwiesen, wobei die verschiedenen Substanzen sowohl der Kerne als des Protoplasmas einander gegenüber auf eine besonders distinkte Weise hervorgetreten sind. Für das in FLEMMING's Gemisch konservirte Material hat die Doppelfärbung mit Safranin und Gentianaviolett gute Resultate geliefert. Die Färbung ist im Allgemeinen ausgeführt worden, nachdem die Schnitte zuerst auf den Objektträger aufgeklebt worden sind, wodurch es leichter gewesen ist, den Grad der Färbung und der Entfärbung zu verfolgen.

Meistentheils habe ich mich der Schnittserienmethode bedient und zwar nach vorheriger Einbettung in Chloroform-Paraffin, welches nach meiner Erfahrung die Gewebe am meisten schont. Auch ist die Einbettung in Celloidin zur Verwendung gelangt, eine Behandlung, die unzweifelhaft wenig störend auf die histologischen Elemente einwirkt, wodurch aber eine zusammenhängende Reihe dünner Schnitte sich nur mit der größten Schwierigkeit herstellen lässt. Durch die Paraffinmethode erlangt man dagegen den Vortheil, dass vollständige Reihen von Schnitten mit unbedeutender Dicke geschnitten werden können. So habe ich mitunter auf diese Weise vollständige Serien von 5 μ Dicke erhalten, was häufig bei dem Studium gewisser Detailfragen von großer Wichtigkeit ist; dabei gelingt es nicht selten, ein und dasselbe Ei auf mehreren auf einander folgenden Schnitten zu verfolgen, was bisweilen von recht großem Interesse ist.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinen verehrten Lehrern, Herrn Prof. T. TULLBERG, der mir einen Arbeitsplatz im zoologischen Institute zu Upsala zur Verfügung gestellt, mir stets das größte Wohlwollen gezeigt und im Laufe der Arbeit mit guten Rathschlägen beigestanden hat, und Herrn Prof. HJ. THÉEL, der zuerst meine Aufmerksamkeit auf den betreffenden Gegenstand gelenkt und mir die Gelegenheit bereitet hat, mich während dreier Sommer — während des letzten als Amanuensis — auf der zoologischen Station Kristineberg aufzuhalten, meinen tiefsten Dank auszusprechen. Herrn Prof. W. FLEMMING bezeige ich meine wärmste Dankbarkeit

für all' das zuvorkommende Wohlwollen, welches er mir bei meiner Arbeit im histologischen Institute in Kiel zu Theil werden ließ, und für die werthvollen Winke, die ich von ihm erhielt. Auch seinem Assistenten, meinem Freunde Herrn Dr. F. MEVES bin ich sehr verbunden für all' den Beistand, den er mir gütigst leistete. Zugleich danke ich auch der Königl. Schwedischen Akademie der Wissenschaften für die Unterstützung, welche ich aus den unter ihrer Obhut stehenden »Regnells zoologiska gåfvomedel« erhielt.

Wie bekannt bestehen die Follikelhüllen der Ascidien aus wenigstens zwei, zur Zeit der Reife der Eier aber sogar aus drei Zellenschichten; außerdem kommen strukturlose Membranen hinzu, die wohl durch eine Ausscheidung aus Zellen gebildet sind, aber keine solchen einschließen. Die innerste dieser Hüllen, welche übrigens nicht immer zusammenhängend ist, wird gewöhnlich seit Alters, obgleich weniger zutreffend, die Testazellenschicht genannt, weil man ehemals annahm (siehe p. 241 ff.), dass der ganze Ascidienmantel oder die Testa oder wenigstens die in demselben befindlichen Zellen aus den Zellen dieser Hülle gebildet würden. Außerhalb dieser Schicht und von derselben durch eine strukturlose Membran getrennt, liegen zwei Zellenhüllen, welche passend in Übereinstimmung mit dem Vorschlag JULIN's (93a, p. 126) das innere und das äußere Follikelepithel genannt werden können. Vor dem obenerwähnten Zeitpunkte findet sich, abgesehen von den Testazellen, nur eine Schicht von eigentlichem Follikelepithel.

Es ist das ursprüngliche Follikelepithel, mit dem ich es am angemessensten finde, die Darstellung zu beginnen.

Die eigentliche Follikelhülle[1].

Geschichtliche Übersicht.

In Bezug auf die Entstehung des ursprünglichen oder primären Follikelepithels, »l'épithélium folliculaire primitif« (VAN BENEDEN et JULIN, 87, p. 357), haben sich verschiedene Meinungen unter den Verfassern geltend gemacht. Ich habe es indessen nicht für nöthig gehalten, mich hier auf eine erschöpfende

---

[1] Unter diesen Namen fasse ich sowohl das primäre als das (nach der Bildung der Testazellen) auftretende sekundäre und das zuletzt entstehende innere Follikelepithel zusammen, welche Hüllen, da sie aus einander successive hervorgegangen sind, sich am besten im Zusammenhange behandeln lassen.

geschichtliche Darstellung der Behandlung dieser Frage in der Litteratur einzulassen, da eine solche im Jahre 1883 schon von Fol (83b, p. 105 ff.) und Anderen geliefert worden ist. Ich will hier nur einen Bericht über die vornehmsten diesbezüglichen Arbeiten geben und zwar besonders über diejenigen, welche seit jenem Jahre erschienen sind.

Zwei wesentlich verschiedene Ansichten über die Entstehungsweise der Follikelzellen sind ausgesprochen worden. Die Verfasser der einen Seite schreiben diese Zellen einem intraovulären Ursprung zu, also einer Entstehung aus dem Ei selbst. Die Verfechter der anderen Ansicht aber meinen, dass sie extraovulär entstanden seien, also aus Zellen außerhalb des Eies.

Die erstere Seite wird von drei Forschern vertreten, nämlich Fol, Roule und Sabatier, die jedoch unter einander über die Art und Weise der nach ihrer Meinung intraovulären Bildung der Follikelzellen keineswegs einig sind. So nehmen Fol und Roule eine Mitwirkung des Keimbläschens bei der Bildung der fraglichen Zellen an, während diese nach Sabatier ausschließlich im Dotter ohne irgend welche Betheiligung des Kerns entstehen. — Ich liefere hier unten einen etwas eingehenderen Bericht über die Ansichten dieser Verfasser.

Fol (77, p. 284) ist der Erste, der eine Theorie über den intraovulären Ursprung der Follikelzellen aufgestellt hat. Nach ihm bestände die erste Anlage dieser Zellen aus einer kleinen Anhäufung einer körnigen protoplasmatischen Substanz aus dem Dotter an der Wand des Keimbläschens, welche dann an dieser Stelle eine kleine hohle Ausbuchtung (»excroissance creuse«) erhält, aus welcher der Kern einer künftigen Follikelzelle stammen sollte. Diese so gebildeten Zellen, welche Anfangs an der Seite des Keimbläschens liegen, dessen Wand wieder die sphärische Form annimmt, wandern später gegen die Peripherie des Eies, wo sie aus dem Dotter austreten und außerhalb desselben eine Schicht von Follikelzellen bilden. Durch diese Untersuchung hält er jedoch die Betheiligung des Keimbläschens und vor Allem die des Keimfleckes an der Bildung der Kerne der Follikelzellen nicht für völlig entschieden.

In zwei späteren Arbeiten (83a u. 83b) bespricht der Verfasser denselben Gegenstand ausführlicher. Er meint nunmehr, die erste Spur der Bildung einer Follikelzelle bestehe in einer kleinen, streng lokalisirten und färbbaren Verdickung von nucleärer Substanz an der chromatischen Wand des Keimbläschens. Anfangs erscheint dieses Gebilde häufig als ein gerundetes Körperchen, das von der Wand des Keimbläschens etwas hinausragt. Nachher zieht sich das Körperchen nach der Außenseite der Kernwand, mit welcher es jedoch noch eine Zeit lang in Berührung bleibt. Schließlich befindet sich dasselbe gänzlich außerhalb der Membran des Keimbläschens, und gleichzeitig damit fängt der umgebende Dotter an, sich zu einer Protoplasmahülle um das Körperchen zu differenziren. Dabei bekommt die Wand des Keimbläschens oft, aber nicht konstant, eine konische Ausbuchtung, deren Boden von dem oben erwähnten Chromatinkörperchen eingenommen wird. Als möglich und wahrscheinlich nimmt der Verfasser zuletzt eine aktive Betheiligung des Keimfleckes dabei an, welcher an den neuen Kern einen Theil seiner Substanz abgebe, der dann den Nucleolus des Follikelkerns bilden würde. Der Keimfleck hätte nämlich die Tendenz, sich in die Nähe dieser in Bildung begriffenen Follikelzellen zu placiren, es fehlen aber direkte Beobachtungen betreffs der Mitwirkung desselben bei ihrer Entstehung. Die in dieser Weise entstandenen Bildungen ziehen sich darauf nach der Peripherie und bilden dort die Follikelzellen. Die Chromatinsubstanz, die bisher kompakt gewesen ist, wird nunmehr hohl und nimmt all-

mählich die bläschenähnliche Form an, welche bei der Mehrzahl der Kerne so häufig vorkommt. Die Untersuchung FOL's umfasst in erster Linie *Ciona intestinalis*, aber auch *Clavelina lepadiformis*, *Molgula-* und *Cynthia-*Arten, *Ascidia mamillata* und *Diazona violacea*, welche sämmtlich in der Hauptsache dasselbe Resultat geliefert haben.

Nach SABATIER (83a u. 83b) hat das junge Ovarium bei den Ascidien den Charakter eines embryonalen Bindegewebes, das eine Menge von Kernen mesodermalen Ursprungs einschließt, um welche man aber Anfangs keine scharf begrenzten Protoplasmazonen unterscheiden kann: zwischen den Kernen ist jedoch eine helle, dieselben umgebende Substanz vorhanden. Rings um jeden dieser ursprünglichen Kerne, welche je einen bis zwei Nucleolen einschließen, entsteht später eine durchsichtige und ungefärbte Protoplasmahülle, und damit sind die wesentlichen Bestandtheile der jungen Eier fertiggebildet. Sodann tritt an der Oberfläche des Protoplasmas eine ganz dünne Membran auf, die wahrscheinlich von Bindegewebsnatur ist und die von dem Verfasser »la membrane externe (ou capsulaire) amorphe« genannt wird. Innerhalb dieser Membran und zwar an der Oberfläche des Dotters erscheinen nun die Follikelzellen. Diese Zellen leiten ihren Ursprung aus dem Eidotter selbst, in welchem sie sich zuerst als helle, homogene Körperchen zeigen, welche sich dann zu Zellen differenziren, indem sie einen Kern mit Nucleolen und eine begrenzende Membran erhalten. Die so gebildeten Zellen vermehren sich darauf und stellen eine zusammenhängende Hülle um das Ei dar.

In einer im folgenden Jahre erschienenen Arbeit (84) liefert derselbe Verfasser einen näheren Bericht über die Bildung der in Rede stehenden Zellen. Im Dotter der jungen Eier, auch dicht außerhalb des Keimbläschens, liegen Körnchen von demselben Aussehen und derselben Form und Reaktion wie die im Keimbläschen selbst befindlichen Chromatinkörnchen; letztere sind aber nicht von derselben Natur wie die gewöhnlich vereinzelt vorkommenden Nucleolen. Trotz der Übereinstimmung ist SABATIER jedoch der Ansicht, dass die im Dotter vorhandenen Körperchen nicht aus den entsprechenden Bildungen innerhalb des Keimbläschens stammen. Diese intravitellinen Körnchen nehmen an Zahl zu, häufen sich an einander und schmelzen zuletzt zu lichtbrechenden und färbbaren Massen zusammen, welche anfänglich unregelmäßige und unebene Umrisse haben, ein Umstand, der auf ihrer Bildung durch diese successive Anhäufung der Körnchen beruht. Letztere werden häufig in der unmittelbaren Nähe dieser Massen und an ihrer Oberfläche angetroffen, ohne dass sie jedoch bisher mit ihnen zusammengeschmolzen wären. Im Inneren des derart gebildeten, zuletzt oft homogenen Körpers tritt dann ein — selten mehrere — stärker lichtbrechendes Körnchen auf, und auch rings um das Ganze herum entsteht im Dotter eine helle Zone, in welcher radiär ausgehende Strahlen und häufig auch Körnchen, in der Richtung der Strahlen angeordnet, zu sehen sind. Diese Zone mit Strahlen bezeichnet der Verfasser als einen Ausdruck für die centripetale Attraktion, welche der oben genannte Körper auf die denselben umgebende Protoplasmamasse ausübt. Bemerkenswerth ist auch, dass sich der Umkreis dieser Zone vergrößert, je nachdem der centrale Körper an Umfang zunimmt, was darauf hinzuweisen scheint, dass das Protoplasma seine Chromatinsubstanz verliert, die zu Körnchen kondensirt wird, welche dann ihrerseits mit dem centralen Körper verschmelzen. Sobald das Gebilde eine gewisse Größe erreicht hat, tritt es an die Peripherie des Eies aus, wo es gegen die Innenfläche der außerhalb des Eies liegenden Membran linsenförmig abgeplattet wird. Der

centrale Körper wird nun zum Kern, in welchem aus dem oder den lichtbrechenden Körnchen ein oder einige wenige Nucleolen und aus der hellen Zone das Protoplasma der Follikelzellen entstehen, falls nicht die Zone bereits reducirt worden und der intravitelline Körper nackt an die Peripherie gelangt ist, in welchem Falle derselbe erst dort eine ungefärbte Protoplasmahülle erhält. SABATIER hat gleichfalls *Ciona intestinalis* als Hauptgegenstand seiner Untersuchungen benutzt, allein auch andere Formen sind daneben untersucht worden.

ROULE (83 u. 84, p. 160 ff.) beschreibt das Ovarium der *Ciona intestinalis* als bestehend aus einer Menge Bindegewebsbalken, welche große Höhlungen in dem Ovarium begrenzen und mit einem Endothel bekleidet sind. Die Zellen dieses Endothels sind es, aus welchen die Eier ihren Ursprung herleiten. Im Kern der jungen Eier finden sich außer dem großen Nucleolus auch kleinere, lichtbrechende Körperchen, »nucléoles secondaires«, welche an der Seite des ersteren entstehen. Diese sekundären Nucleolen wandern dann durch das Keimbläschen aus, dessen Wand bei diesem Vorgang undeutlich ist, und dringen in den Dotter ein, wo sie eine Repulsion auf die umgebenden Dotterelemente ausüben, welche sich von denselben entfernen und nur eine kleine helle Zone hinterlassen, die zuerst nur wenig deutlich ist, dann aber immer distinkter begrenzt wird. Die in dieser Weise entstandenen Bildungen, welche der Verfasser als wirkliche Zellen betrachtet, rücken gegen die Peripherie des Eies heran, wo sie sich innerhalb der dünnen, das Ei umgebenden Membran verbreiten und schließlich eine zusammenhängende Follikelzellenhülle um das Ei bilden. Die Kerne der Follikelzellen würden sich also aus diesen sekundären Nucleolen bilden, ihr Protoplasma dagegen wäre aus der Dottersubstanz der hellen Zone entstanden. — Auch ROULE hat wie FOL und SABATIER die Frage in einer späteren Arbeit (85) zur neuen Behandlung aufgenommen und ist dabei zu demselben Resultat wie früher gelangt.

Gehen wir nun zu denjenigen Verfassern über, nach deren Ansicht die Follikelzellen einen extraovulären Ursprung haben.

STEPANOFF (69) ist der erste Verfasser, welcher sich mit dem allerersten Ursprung der Follikelzellen beschäftigt hat. Auch ihm hat *Ciona* (= *Phallusia*) *intestinalis* als Hauptgegenstand der Untersuchung gedient. Merkwürdigerweise hat er jedoch bei dieser Form kein eigentliches Ovarium, sondern nur zerstreute, in den Falten des inneren Mantels eingebettete Eierhaufen gefunden. Auch sind es die Epithelzellen desselben, aus denen die jungen Eier seiner Ansicht nach ihren Überzug von Follikelzellen erhalten, welche zuerst am Anheftungspunkte des Eies auftreten und sich sodann über die ganze Oberfläche des Eies verbreiten, eine völlig geschlossene einschichtige Kapsel um dasselbe bildend. Eine Membran rings um diese Zellen hat dieser Verfasser nicht finden können, eben so wenig wie einen Kern in ihrem Inneren.

LACAZE-DUTHIERS (74, p. 586 ff.) beschreibt im Ovarium einer *Molgula* kleine, sphärische, durchsichtige Körperchen ohne Kern, von welchen die Zwischenräume zwischen den Eiern ausgefüllt werden. Bereits während sich die Eier in einem sehr frühen Entwicklungsstadium befinden, häufen sich die Körperchen rings um die ersteren und stellen eine vollständig geschlossene Hülle dar, die sich oft in einer Richtung in einen Stiel fortzusetzen scheint, welcher sich in einem Haufen der oben erwähnten Körperchen verliert. Alle diese Körper, in denen auf einer späteren Entwicklungsstufe deutliche Kerne zu erkennen sind, befinden sich nach dem Verfasser entschieden außerhalb der Membran des Eies, außerhalb welcher sie auch entstehen.

Nach SEELIGER (82, p. 363 ff.) bildet sich das Ovarium in den Knospen von *Clavelina lepadiformis* durch eine Zusammenschließung ursprünglich zwischen dem Ekto- und Entoderm frei auftretender Mesodermzellen, die mit Blutkörperchen identisch sind. Allein nicht alle diese Mesodermzellen bilden sich später zu Eiern aus, sondern nur gewisse von denselben, welche an Größe zunehmen, während die umgebenden Zellen entweder vollkommen mit ersteren verschmelzen oder, indem sie noch immer ihre Individualität beibehalten, sich nur rings um die Oberfläche der jungen Eier ausbreiten, um dieselben mit einem Follikelepithel zu versehen. Als einen Beweis für dieses Eindringen und Absorbiren der Mesodermzellen im Ei führt der Verfasser nur die einzelnen gröberen Körner an, die er im Dotter des Eies gefunden hat und die er als Reste der Kerne der eingewanderten Zellen deutet.

Die wichtigste in der jüngsten Zeit publicirte Arbeit über die Ovogenese und die Bildung der Follikelzellen bei den Ascidien ist unzweifelhaft E. VAN BENEDEN und JULIN's »Recherches sur la morphologie des Tuniciers« (87), wo ein ausführlicher Bericht sowohl über die erste Entstehung als über die spätere Entwicklung der Generationsorgane von *Perophora*, *Phallusia scabroïdes* und *Clavelina Rissoana* geliefert wird. Die erste Anlage der Generationsdrüse besteht in einer Anhäufung ursprünglich freier Zellen an der Darmschlinge, die von einer offenbaren Mesoblastnatur und mit Blutkörperchen identisch sind und die mitunter durch amöbenartige Anastomosen noch immer mit den umgebenden Mesoblastzellen in Verbindung stehen. In dieser soliden Anlage entsteht bald eine centrale, intercelluläre Höhlung, die in Kurzem durch ein hineinragendes Fältchen in zwei Höhlungen getheilt wird, wodurch sich die ursprünglich einfache Anlage in zwei Lappen spaltet, von denen der eine den Hoden, der andere das Ovarium bildet. Die Ovarialanlage erfährt ein Längenwachsthum und ihre Wand, die sonst aus einem dünnen Plattenepithel besteht, bekommt nahe ihrem hinteren, blinden Ende zwei Verdickungen und zwar eine an jeder Seite, welche das eigentliche Keimepithel darstellen und zweierlei Zellen einschließen, nämlich theils große, gerundete mit ebenfalls großen Kernen, theils kleinere mit kleinen Kernen. Jene bilden die Primordialeier, diese die künftigen Follikelzellen. Das ganze Organ streckt sich allmählich in der Richtung gegen die Kloake aus, mit welcher es schließlich durch eine Öffnung in der Wand in Verbindung tritt.

In seinem centralen Theile zeigt das völlig ausgebildete Ovarium der *Clavelina* eine Höhlung, die auf einem Querschnitte T-förmig erscheint und mit derjenigen des Eileiters in direkter Kommunikation steht. Die vertikalen Wände dieser Höhlung sind von einem einschichtigen Plattenepithel begrenzt, das jedoch am Beginn der transversellen Wände dieser T-förmigen Kavität jederseits nach und nach in ein dickes Keimepithel übergeht. Auf diese Weise entstehen im Ovarium zwei laterale Bänder von Keimepithel, die aber nach dem vertikalen Theile zu durch das oben genannte Plattenepithel, nach der anderen, horizontalen Seite zu durch ein Cylinderepithel zusammenhängen, das jedoch an der Mittellinie überaus dünn wird. Nach VAN BENEDEN und JULIN sind die beiden Keimepithelbänder als zwei verschiedene Ovarien zu betrachten, die denjenigen der Wirbelthiere entsprechen, aber ihre reifen Produkte in eine gemeinschaftliche Höhlung ausleeren. Wie bei einem Vertebraten das Vorhandensein einer den beiden Ovarien gemeinsamen Körperhöhle, in welche die Eier ja zunächst hineinfallen, uns nicht dazu berechtigt, dieselben als nur ein Organ anzusehen, eben so wenig gestatten nach ihrer Ansicht die gemeinschaftliche

Höhlung und der gemeinschaftliche Eileiter der Ascidien einen Zweifel an der thatsächlichen Anwesenheit zweier Ovarien auch hier. — Im Keimepithel giebt es noch immer wie in der Ovarialanlage zweierlei Zellen und zwar theils große, gerundete mit ansehnlichen, hellen, sphärischen Kernen, einen großen Chromatinkörper einschließend, theils bedeutend kleinere mit kleinen, gerundeten oder eiförmigen Kernen ohne einen deutlichen Chromatinkörper. Erstere repräsentiren die Primordialeier, letztere die Follikelzellen derselben. In dem Maße, wie die jungen Eier heranwachsen, werden sie aus der ursprünglichen Keimmembran gegen die Peripherie des Ovariums hin nach außen verschoben und in das umgebende Bindegewebe eingebettet, ohne jedoch ihren Zusammenhang mit dem Keimepithel zu verlieren, denn indem die Eier sich nach auswärts ziehen, werden gleichzeitig auch die kleinen, zwischen ihnen liegenden Zellen mitgeschleppt. Dadurch werden zuletzt die ausgebildeten Eier in eine Follikelkapsel eingeschlossen, deren Wand sich unmittelbar in die des Kanals fortsetzt, die gleichsam einen Stiel des Follikels bildet und letzteren in offene Verbindung mit der centralen Höhlung des Ovariums bringt. Durch das Epithel des obengedachten Kanals steht auch die Follikelzellenschicht in direktem Zusammenhange mit demjenigen Epithel, welches die innere Kavität des Ovariums begrenzt, in die sich die Eier bei ihrer Reife begeben, um durch die Fortsetzung der Kavität im Eileiter in die Kloake befördert zu werden.

Dieser Auffassung der Ovogenese und der Bildung der Follikelzellen schließen sich in allen wesentlichen Theilen an: MAURICE (88, p. 455 ff., vgl. p. 184 ff.) betreffend *Fragaroïdes aurantiacum*, VON DAVIDOFF (89, p. 122 ff.) in Bezug auf *Distaplia magnilarva* und MORGAN (90, p. 196 ff.) hinsichtlich der *Cynthia-*, *Ascidia-*, *Molgula-*, *Perophora-*, *Amaroecium-* und *Clavelina*-Arten.

Auch PIZON (93, p. 276 ff.), der die Blastogenese bei den Botrylliden studirt hat, nimmt einen mesodermalen Ursprung des Ovariums an. Es lösen sich nämlich von einem Mesodermband Zellen ab, die sich schließlich an beiden Seiten des Kiemensackes anhäufen, wo sie die erste Anlage eines Ovariums mit Primordialeiern an jeder Seite bilden. Allein eine Menge kleiner, freier Zellen, die ebenfalls aus dem Mesoderm stammen, befinden sich doch noch in der Nähe dieser Zellenhaufen. Diese freien Zellen, welche häufig eine langgestreckte, fast spindelähnliche Form besitzen, scheinen mitunter die peripherischen Eier der Ovarialanlagen bald mit einem ihrer Enden, bald mit einem Theile ihrer Seite zu berühren. Zum Schluss legen sie sich ganz und gar an die Oberfläche des Eies an, so dass dasselbe mit einer geschlossenen Schicht von Follikelepithel versehen wird.

Nach JULIN (93 a, p. 97 ff.) endlich besteht die erste Anlage des Genitalorgans von *Styelopsis grossularia* aus einem kompakten Häufchen Zellen, die aller Wahrscheinlichkeit nach von Mesoblastnatur sind und die sich durch mitotische Theilung vermehren. Schon in diesem frühen Stadium lässt sich indessen eine Differenzirung in eine äußere peripherische Schicht platter Zellen und eine innere, centrale Masse wahrnehmen, deren Zellen zu einem Syncytium mit gerundeten Kernen verschmolzen sind, welche größer als jene der peripherischen Schicht sind. In der Anlage, die sich inzwischen in die Länge gezogen hat, erscheint bald eine enge Höhlung, welche nach außen von dem obengenannten Plattenepithel, nach innen aber von noch undifferenzirten, einander gleichen Geschlechtszellen begrenzt wird, die aus dem ursprünglichen Syncytium stammen. Dieser Haufen gleichartiger Genitalzellen theilt sich in Kurzem in zwei verschiedene Organe durch eine aus der äußeren peripherischen

Plattenepithelschicht hineindringende doppelte Zellenlage. Hierdurch entstehen ein mehr oberflächlich liegendes Ovarium und ein innerhalb desselben gelegener Hoden. Das Ovarium wird also — wie auch der Hoden — zusammengesetzt aus einer peripherischen Hülle platter Zellen, die ihren Ursprung aus dem primären Plattenepithel um die Genitalanlage herleiten, und aus einer doppelten Reihe primordialer Geschlechtszellen, die eine innere Höhlung im Organe begrenzen und sämmtlich auf Kosten des primären Syncytiums gebildet worden sind. Die jungen Primordialeier der Ovarialanlage theilen sich wiederholentlich auf mitotischem Wege, und dadurch entstehen dreierlei Arten von Zellen: die eigentlichen Eizellen oder die »Ovogonien«, die primordialen Follikelzellen sowie auch eine Art undifferenzirter Keimzellen, welche letzteren häufig einer Atrophie ausgesetzt sind. Die Ovogonien sind verhältnismäßig groß mit einer hellen Protoplasmamasse und einem ansehnlichen, sphärischen Kerne und Anfangs von gewöhnlich drei Follikelzellen unvollständig umgeben, welche beträchtlich kleiner sind und einen meistens ovalen Kern besitzen. Diese ursprünglich platten Follikelzellen vervielfältigen sich dann durch mitotische Theilung und bilden zuletzt um das Ei eine zusammenhängende Schicht von kubischen Zellen, d. h. das primäre Follikelepithel.

Eigene Beobachtungen.

Embryonale Stadien.

Indem ich nun zu meinen eigenen Untersuchungen über die vorliegende Frage übergehe, will ich erwähnen, dass ich Anfangs aus Gründen, die späterhin angeführt werden sollen, mich für genöthigt hielt, mich an die Verfasser der erstern Seite anzuschließen, dass ich aber nachher entschieden auf die Seite derer getreten bin, welche für die Follikelzellen einen Ursprung aus Zellen außerhalb des Eies annehmen.

Betreffs der früheren Stadien der Entwicklung der ursprünglich hermaphroditischen Genitalanlage habe ich keine eingehenderen Untersuchungen anstellen können, da es mir zu diesem Zwecke an hinlänglichem Material fehlte. Als Untersuchungsobjekt in dieser Hinsicht habe ich einige junge, in Perényi's Flüssigkeit konservirte Individuen der *Ciona intestinalis* von ein paar Millimeter Länge zu meiner Verfügung gehabt.

Das jüngste von mir angetroffene Stadium der Entwicklung des fraglichen Organs ist in Taf. X, Fig. 1 abgebildet, wo man einen Querschnitt durch dasselbe sieht. Es nimmt die Anlage gerade den Platz ein, welchen Kowalevsky (74, p. 229) für die erste Hodenanlage von *Perophora Listeri* und van Beneden et Julin (87, p. 331, 339 u. 347) für die Genitalanlage der von ihnen untersuchten *Perophora Listeri*, *Phallusia scabroïdes* und *Clavelina Rissoana* angeben. Sie liegt nämlich auf der Außenseite der von dem Magen und dem

Darm gebildeten Schlinge dicht unter dem äußeren Körperepithel und in der unmittelbaren Nähe des unverzweigten Theiles der sog. darmumspinnenden Drüse (= »glande intestinale«). Dieselbe Figur zeigt nahe dem einen Ende der Anlage einen Querschnitt der obengenannten Drüse (*Dr*) mit ihrem Lumen; auf den nachfolgenden Schnitten der Serie kann man die Drüse bis zu ihrer Einmündung in den Magen da, wo dieser in den Darm übergeht, verfolgen.

Das embryonale Organ (*Ga*) besteht aus einem kompakten Haufen einer Anzahl Zellen, zwischen denen sich jedoch keine Grenzen entdecken lassen. Das Ganze bildet folglich ein Syncytium. Die amöbenartigen Fortsätze, welche nach den Beschreibungen und Abbildungen VAN BENEDEN et JULIN's (87, p. 331 u. 339) von den peripherischen Zellen ausgehen und durch welche letztere mit den umgebenden freien Mesoblastzellen in Verbindung stehen, finden sich auf diesem Stadium nicht. Ohne Zweifel muss man auf einen noch früheren Zeitpunkt der Entwicklung zurückgehen, um dieses ursprüngliche Verhältnis zu finden. Bemerkenswerth ist auch die überaus geringe Zahl freier Mesenchymzellen oder Blutkörperchen, die in der Nähe des jungen Organs vorhanden sind, und zwar besonders im Vergleiche zu der Menge solcher Zellen, welche SEELIGER (82, Taf. I, Fig. 1 u. Taf. III, Fig. 14) an den entsprechenden Stellen bei den jungen Knospen von *Clavelina lepadiformis* abbildet. Nur an einer einzigen Stelle (*M*, am oberen Ende links auf Fig. 1) sieht man unmittelbar neben der ziemlich scharf begrenzten Peripherie der Anlage einen Kern mit einer denselben umgebenden dünnen Protoplasmazone, also eine Zelle. Diese könnte etwa als eine ursprünglich freie Mesenchymzelle gedeutet werden, die sich an die übrigen angeschlossen hätte, um beim Aufbau des Geschlechtsorgans mitzuwirken.

Eine deutlicher ausgeprägte Differenzirung zwischen den Zellen oder richtiger Kernen dieser embryonalen Bildung scheint nicht stattzufinden; doch erscheinen die an der Oberfläche der Anlage liegenden Kerne, namentlich diejenigen, welche an der nach außen[1] gekehrten, auf dem betreffenden Schnitte etwas konkaven Seite gelegen sind, mehr abgeplattet und fast linsenförmig, während die

[1] Bei der nachfolgenden Schilderung der jüngeren Entwicklungsstadien der Genitalanlage von *Ciona* vermeide ich absichtlich die Worte »Dorsal-« und »Ventralseite« und gebrauche dafür die Ausdrücke »äußere« und »innere« oder »nach außen« und »nach innen gekehrte Seite«, weil die Lage des Organs hier keine rein dorsale, sondern im Verhältnis zum Darm eine mehr seitliche ist.

innerhalb derselben befindlichen im Allgemeinen eine gerundete Form und einen wenn auch unbedeutend größeren Umfang haben. In Folge der Winzigkeit der Kerne ist es aber in diesen wie in den zunächst folgenden Stadien mit sehr großen Schwierigkeiten verknüpft, die näheren Details ihres feineren Baues selbst mit Hilfe starker Vergrößerungen zu beobachten[1]. Dass die Kernsubstanz nicht, wie SEELIGER (82, p. 365) in Bezug auf die früheren Stadien von *Clavelina* angiebt, in einzelne größere Körner in dem feineren körnigen Protoplasma aufgelöst ist, sondern wirklich aus bläschenförmigen, geschlossenen Kernelementen besteht, geht mit aller Deutlichkeit hervor.

In den obenerwähnten abgeplatteten, peripherischen Kernen sammt dem dazu gehörenden Protoplasma erblickt man unzweifelhaft die erste Andeutung der »assise périphérique« mit ihren abgeplatteten Zellen, welche nach JULIN (93 a, p. 97) das centrale Syncytium in dem frühesten von ihm beobachteten Stadium der Entwicklung des Genitalorgans von *Styelopsis grossularia* umgeben.

Sicherlich ist es auch dieses Entwicklungsstadium, das SABATIER (83 a, p. 350 ff., Pl. VII, Fig. 2) bei einer sehr jungen *Ciona* beschrieben und abgebildet hat. Dem oben beschriebenen Syncytium entspricht ohne Zweifel der von ihm erwähnte Haufen von Kernen, die, ohne von besonderen Plasmazonen umgeben zu sein, in einem embryonalen Bindegewebe eingestreut sind. Das embryonale Bindegewebe, welches er beschreibt als »claire, finement granuleuse, sans cloisons et sans fibres, dans laquelle sont plongés des noyaux«, dürfte in der That nichts Anderes sein als das Protoplasma zwischen den Kernen des Syncytiums. Und aller Wahrscheinlichkeit nach ist diejenige Hülle aus stark abgeplatteten Endothelialzellen, von welcher »la couche conjonctive nucléée« nach der Angabe des Verfassers bekleidet wird, ein Gegenstück zu der soeben erwähnten peripherischen Plattenepithelschicht um die Genitalanlage.

Die Reihe von Kernen oder Zellen, welche von KOWALEVSKY (74, p. 229) sowie auch von VAN BENEDEN et JULIN (87, p. 331 u. 339) als von der jungen Genitalanlage ausgehend und dieselbe dann mit dem Kloakenepithel verbindend beschrieben wird, habe ich in diesem Stadium nicht mit völliger Sicherheit beobachten können, denn es ist, wie die zwei letzteren Verfasser (87, p. 346) mit Recht bemerken, kaum möglich, eine einfache Reihe abgeplatte-

---

[1] Siehe JULIN (93 a, p. 104 ff.).

ter Zellen auf einer Serie von Querschnitten zu unterscheiden, um so mehr als diese Zellen in ihrem Aussehen mit den freien, umgebenden Zellen völlig übereinstimmen. In einem etwas späteren Entwicklungsstadium dagegen habe ich diesen Zellenstrang auf einem Schnitte, von welchem derselbe in seiner Längsrichtung theilweise getroffen worden ist, nachweisen können. In Übereinstimmung mit der Angabe der soeben erwähnten Verfasser habe ich gefunden, dass er aus einer einfachen Reihe sehr abgeplatteter Zellen mit sehr dünnen Kernen besteht. Es geht der Zellenstrang von der Spitze der nunmehr birnförmigen eigentlichen Anlage des Geschlechtsorgans aus und läuft den Mastdarm entlang gegen den After hin.

In dem nächstfolgenden von mir beobachteten Stadium (Taf. X, Fig. 2) ist eine ziemlich weite Höhlung (*H*) in der früher kompakten Anlage entstanden. Die Höhlung wird nach außen (*As*) nur von einer einzigen ganz dünnen Schicht abgeplatteter Zellen mit spindelförmigen Kernen begrenzt. Diese Zellen sind mit großer Wahrscheinlichkeit aus den, dem Aussehen nach, ähnlichen und ebenfalls auf der Außenseite des Organs gelegenen Zellen gebildet, die wir aus dem oben beschriebenen frühesten Stadium kennen. Ob sich diese Plattenepithelschicht rings um das ganze embryonale Organ fortsetzt, habe ich in Folge der weniger befriedigenden Konservirung nicht entscheiden können, aber der Umkreis der nach innen gegen das Thier gerichteten Seite (*Is*) erscheint überall scharf begrenzt, und an einer Stelle, die in der Figur gegen die naheliegende, auch hier quer abgeschnittene darmumspinnende Drüse (*Dr*) gekehrt ist, scheint sich eine feine Membran von der innerhalb liegenden Schicht abgelöst zu haben. Diese Membran könnte man etwa als einen solchen Fortsatz der Plattenepithelschicht auffassen. Die nach innen gekehrte Seite der Höhlung grenzt hingegen an eine mehrschichtige Zellenlage mit gerundeten Kernen, um welche man doch eben so wenig wie im ersten Stadium deutlich begrenzte Protoplasmazonen beobachten kann, was etwa auf der Konservirung beruht.

Dieser Abschnitt der Entwicklung entspricht offenbar demjenigen Stadium, welches SEELIGER (82, Taf. I, Fig. 1 u. Taf. III, Fig. 14) als das früheste abbildet und als die erste Anlage des Ovariums bezeichnet. Nach ihm würden in diesem Stadium neue, vorher freie Mesodermzellen sich fortwährend an das Organ anschließen und an der Bildung desselben betheiligen. Diese Auffassung ist durch die Untersuchung meiner Präparate von *Ciona* nicht bestätigt worden. Im Anschluss an JULIN (93a, p. 97) bin ich vielmehr zu der Ansicht

genöthigt, dass jede Neubildung von Zellen in der Anlage durch eine Theilung der Zellen des ursprünglichen Syncytiums erfolgt.

Auch kann ich nicht, wie SEELIGER, dieses Entwicklungsstadium als eine Anlage nur des künftigen Ovariums betrachten, sondern muss gleich VAN BENEDEN und JULIN dafür halten, dass sowohl das Ovarium als der Hoden aus dieser Bildung hervorgehen. Unter früheren Verfassern scheinen sowohl GIARD (72 b, p. 540) als KOWALEVSKY (74, p. 230) für die männlichen und die weiblichen Geschlechtsorgane von *Perophora Listeri* einen von Anfang an verschiedenen Ursprung anzunehmen. Es ist mir freilich nicht gelungen, den allerersten Abschnitt der Spaltung der gemeinschaftlichen Anlage in zwei Theile, das embryonale Ovarium und den embryonalen Hoden, nachzuweisen, aber in einem etwas späteren Stadium habe ich die beiden jungen Organe in offener, weiter Verbindung mit einander stehend gefunden. Da es nicht anzunehmen ist, dass die beiden Bildungen mit einander nur sekundär in Verbindung getreten wären und überdies VAN BENEDEN und JULIN bei den von ihnen untersuchten Formen, unter denen wir besonders die mit *Ciona* naheverwandte *Phallusia scabroïdes* hervorheben, eine solche Theilung direkt konstatirt haben, so unterliegt es wohl keinem Zweifel, dass es sich eben so bei dieser Form verhält.

Fig. 3, Taf. X zeigt einen optischen Längsschnitt durch die beiden Organanlagen in ihrer gegenseitigen Lage. Die größere derselben (*Ov*) bildet das künftige Ovarium, die kleinere den künftigen Hoden (*H*). Erstere liegt nach der Außenseite des Körpers zu und zwar unmittelbar unter dem äußeren Körperepithel, letztere liegt unmittelbar innerhalb des Ovariums, welches in der Längsrichtung des Körpers eine beträchtlich größere Ausdehnung als der Hoden hat; beide sind einfach und völlig ungelappt.

Eine Serie von Querschnitten durch die Gebilde in diesem Stadium liefert wichtige Aufschlüsse über ihren Bau und ihr gegenseitiges Verhalten. Das Ganze stellt sich dabei als eine vollständig geschlossene Bildung mit einer inneren Höhlung heraus, die unvollständig in zwei getheilt ist, eine größere äußere und eine kleinere innere, welche nahe dem oberen Ende der Anlage in offener Kommunikation mit einander stehen. Fig. 4, Taf. X stellt eine Abbildung eines Querschnittes an jener Stelle dar, wo die Höhlung (*H*) des Hodens in die (*Ov*) des Ovariums einmündet. Sicherlich entspricht dieses Stadium dem von VAN BENEDEN et JULIN (87) auf Taf. XII, Fig. 5 und Taf. XVI, Fig. 6 *a* abgebildeten, oder es repräsentirt viel-

leicht ein etwas weiter vorgeschrittenes. Doch erweisen sich auf meiner Figur die Höhlungen sowohl des Ovariums wie vor Allem die des Hodens als beträchtlich weiter denn bei *Perophora*. Auf der Abbildung der genannten Verfasser scheint nämlich fast das ganze Innere der Hodenanlage von einer Zellenmasse erfüllt zu sein, so dass ihre Höhlung bis auf ein Minimum reducirt worden ist, während dieselbe bei *Ciona* an der abgebildeten Stelle sogar bedeutend größer als die des Ovariums ist. Es kann dies entweder auf einer den beiden Formen innewohnenden Verschiedenheit beruhen oder seinen Grund darin haben, dass wir im vorliegenden Falle, wie oben angedeutet wurde, bei *Ciona* ein weiter vorgeschrittenes Stadium vor uns haben. Der Bau der Organe beider Formen ist jedoch hauptsächlich derselbe. In beiden Fällen besteht der Hoden zu äußerst aus einem dünnen Plattenepithel, innerhalb dessen an einem Theile der nach innen gekehrten Seite sich eine hier ziemlich dünne Schicht von spermatogenen Zellen in einer oder zwei Lagen befindet.

Das Plattenepithel im Umkreis des Hodens setzt sich unmittelbar in die Wand des Ovariums fort, die an dieser Stelle lediglich aus dieser dünnen Zellenschicht besteht. Im hinteren Theil aber, der jenseits der Einmündungsstelle des Hodens liegt, hat das junge Ovarium einen anderen Bau, wie ihn Fig. 5 zeigt. Die nach außen gekehrte Wand (*As*) setzt sich auch hier aus einer abgeplatteten Schicht von Zellen mit ebenfalls abgeplatteten Kernen zusammen, während die innere (*Is*) wenigstens theilweise von einem Keimepithel eingenommen wird. Letzteres bildet nämlich nicht, wie das in Fig. 2 abgebildete Stadium, eine einzige zusammenhängende Masse, sondern stellt sich als in zwei, nach den Seitentheilen des Organs zu etwas verschobene Partien ($Ke_{\prime}$ u. $Ke_{\prime\prime}$) getheilt heraus, welche in der Mittellinie durch eine dünne, einschichtige Zellenlage getrennt sind, die in ihrem Aussehen mit der Außenwand des Ovariums nahe übereinstimmt. Am deutlichsten ausgeprägt ist dieses Verhältnis in demjenigen Theil des Ovariums, der etwas vor dessen hinterem, geschlossenem Ende gelegen ist, in dessen Nähe aber die beiden Keimschichten eine Neigung haben, zu einer einzigen zu verschmelzen. Auch nach vorn gegen die Mündung des Hodens wird die Grenze zwischen ihnen eine undeutlichere, und sie gehen hier allmählich in ein Plattenepithel über, so dass die Höhlung des Ovariums an dieser Stelle ringsum von einer solchen Zellenschicht begrenzt wird und das Organ eines Keimepithels hier gänzlich entbehrt. Im vorderen, gleichfalls blinden Ende der gemeinschaftlichen Anlage,

wo die Höhlungen beider Geschlechtsorgane zu einer gemeinsamen verschmolzen sind, besteht die äußere Wand nur aus Plattenepithel, während die innere innerhalb der entsprechenden Schicht noch ein Keimepithel aufweist, das eine direkte Fortsetzung desjenigen des Hodens darstellt.

Ohne Zweifel erblicken wir in dem auf Fig. 5 abgebildeten, frühen Stadium eine erste Andeutung des von van Beneden et Julin (87, p. 335 u. 349, Taf. XII, Fig. 8, Taf. XV, Fig. 14) zuerst nachgewiesenen Verhältnisses betreffs der Sonderung des Keimepithels in zwei verschiedene Seitentheile, welche nach den erwähnten Verfassern als den zwei Ovarien der Vertebratenembryonen analog (»rapports analogues«) zu bezeichnen sind, während das dazwischenliegende Plattenepithel dem Peritonealepithel derselben entsprechen würde.

Bei den Zellen des Keimepithels findet sich in diesem Entwicklungsstadium keine Differenzirung: alle sind einander gleich und haben gerundete, nicht besonders große Kerne. Die genannten Verfasser geben jedoch an, dass es in dem frühen von ihnen abgebildeten Stadium zweierlei Zellen gebe und zwar theils voluminöse mit großen, hellen, sphärischen Kernen, theils kleinere zwischen ersteren liegende mit kleinen Kernen, jenen der abgeplatteten Zellen ähnlich. Sieht man sich aber die in der Beschreibung berücksichtigte Figur (Fig. 8, Pl. XII) näher an, so wird man finden, dass die Kerne der beiden Keimepithele ungefähr von gleicher Größe sind und keine solchen dazwischenliegenden abgeplatteten Kerne besitzen. Es ist indessen möglich, dass die Verfasser sich auf die etwas abgeplatteten Kerne beziehen, die auch ich mitunter in der Peripherie der Keimepithelschicht angetroffen habe und die man als zu Zellen gehörend betrachten könnte, welche eine Fortsetzung der Plattenepithellage in der äußeren Wand der Ovarialanlage und in der Mittellinie ihrer Innenwand bilden. Auf der obenerwähnten Figur dieser Verfasser aber hört das Plattenepithel am Übergange zum Keimepithel plötzlich auf, ohne sich in die Peripherie derselben fortzusetzen.

Die Zellen des Keimepithels bilden nunmehr kein Syncytium, denn das vorher gemeinsame Protoplasma hat sich in diesem Stadium, wenn auch in einer nur sehr dünnen Schicht, um jeden einzelnen Kern gesammelt, und die einzelnen Zellen sind etwas von einander entfernt. Wahrscheinlich entspricht dieser Entwicklungsabschnitt demjenigen, welcher nach der Beschreibung Julin's (93a, p. 100) bei *Styelopsis* unmittelbar auf die Zweitheilung der gemeinschaf-

tlichen Anlage folgt, oder dieser Abschnitt ist vielleicht ein etwas früherer.

In einem späteren Stadium, wo die ursprüngliche Verbindung des Hodens mit dem Ovarium aufgehört und die beiden Organe sich ziemlich weit von einander getrennt haben, tritt der oben angedeutete Bau des Ovariums deutlicher hervor. Fig. 6, Taf. X zeigt einen Querschnitt durch dasselbe etwas vor dessen hinterem Theil, der nunmehr in eine noch ziemlich geringe Anzahl von Lappen getheilt worden ist[1]. Die beiden Keimschichten (*Ke,* u. *Ke,,*) des Ovariums sind hier deutlich begrenzt, und jede nimmt wie im vorhergehenden Stadium, einen Seitentheil der inneren Wand (*Is*) ein, sie sind aber in der Mittellinie durch ein recht ansehnliches Band von Plattenepithel getrennt, das dem auf der Außenseite (*As*) befindlichen sehr ähnelt. Zweifelsohne stehen auch die beiden Schichten mit einander in kontinuirlichem Zusammenhang durch die am äußeren Umkreis der Keimlagen vorhandene Membran, in welcher stark abgeplattete Kerne (*K*) bisweilen zu finden sind. Allein auch an der einwärts gegen die Höhlung des Ovariums gekehrten Seite wird das Keimepithel durch eine zarte Membran begrenzt, in welcher ebenfalls, wenn auch spärlich, linsenförmige Kerne angetroffen werden. Auch in einem so frühen Stadium, wie es Fig. 2 darstellt, erscheint jedoch an einer Stelle ein solcher Kern (*K*), und die Begrenzung der Keimlage nach innen gegen die Höhlung der Anlage ist scharf ausgeprägt. Es ist desshalb sehr wahrscheinlich, dass schon jetzt eine solche Membran zu finden ist.

Wie bereits oben erwähnt, ist der hintere Theil des Ovariums in diesem Stadium gelappt. Die einwärts gegen das Thier gelegenen Wände der Lappen sind mit einem Keimepithel ausgekleidet, das eine unmittelbare Fortsetzung des in den beiden oben erwähnten Seitentheilen befindlichen bildet, während die äußeren Wände dieser Seitentheile wie gewöhnlich aus Plattenepithel bestehen. Ähnlich wie im vorhergehenden Entwicklungsstadium werden die Grenzen zwischen den beiden Keimschichten gegen das nunmehr nicht geschlossene, sondern sich in einen Oviduct fortsetzende Vorderende des Organs nicht so distinkt, und die Ovarialwand geht ohne deutliche Grenze in das dünne, einschichtige Epithel des Eileiters über.

---

[1] Der Hoden dagegen ist in diesem Stadium stark gelappt, mit ellipsoidischen Lappen, deren Höhlungen durch lange, dünnwandige und dichotomisch verzweigte Ausführungsgänge mit einander in Verbindung stehen.

Es verdient hervorgehoben zu werden, dass VAN BENEDEN et JULIN (87, p. 343) in der Beschreibung der Entwicklung des Ovariums bei der mit *Ciona* naheverwandten *Phallusia scabroïdes* nichts von einer Sonderung des Keimepithels in zwei getrennte Partien erwähnen. Nach ihnen nimmt der Anfangs gerundete Ovarialsack eine unregelmäßige Form an, indem seine Wand an verschiedenen Stellen schwache Einbuchtungen erhält, wodurch die erste Andeutung einer Lappenbildung entsteht. Im Boden dieser Lappen ist das Epithel beträchtlich verdickt und bildet ein wahres Keimepithel, während die dazwischenliegenden Partien der Wand aus einem ganz dünnen Epithel bestehen. Die genannten Verfasser heben ausdrücklich hervor, dass ein Keimepithel nur an den oben angegebenen Stellen vorhanden ist. Sie erklären: »Les épaississements de l'épithélium siègent toujours et seulement dans les lobules« und an anderer Stelle: »l'épithélium germinatif siège exclusivement dans le fond des lobules«. Wenn es sich wirklich so verhält, was mir etwas zweifelhaft scheint, ist der Umstand von großem Interesse, dass wir bei *Ciona* das mehr ursprüngliche Verhältnis wiederfinden, welches bei *Perophora* und *Clavelina* existirt.

Was die Zellen der Keimschichten anlangt, habe ich eben so wenig in diesem wie im vorhergehenden Stadium eine Differenzirung zwischen ihnen finden können. Sie sind sämmtlich von ungefähr gleicher Größe mit gerundeten Kernen, von ziemlich unansehnlichen Protoplasmazonen umgeben und von einander recht gut abgegrenzt.

In den darauf zunächst folgenden Abschnitten der Entwicklung, aus welchen mir leider kein Material zur Verfügung stand, muss es sein, wo nach den Beobachtungen und Beschreibungen JULIN's (93a, p. 106 ff.) die ursprünglich gleichartigen Keimzellen sich auf mitotischem Wege in Ovogonien, wie er die jungen Eizellen nennt, und primordiale Follikelzellen sowie in eine dritte Art von Zellen theilen, welche er als »cellules germinatives non différenciées« bezeichnet. Eine solche Theilung in ungleichwerthige Zellenelemente hat nämlich in den nächstfolgenden von mir beobachteten Stadien schon stattgefunden.

Der allgemeine Bau des fertiggebildeten Ovariums.

Das fertiggebildete Ovarium von *Ciona* zeigt einen sehr komplicirten Bau, der sich sehr schwer klarlegen lässt. Das Organ hat sich in eine sehr große Anzahl Lappen getheilt, welche jedoch

nicht, wie die entsprechenden Gebilde des Hodens, getrennt sind, sondern dicht an einander gedrückt liegen, so dass das Ovarium schließlich in seinem Äußeren einen einheitlichen, gewöhnlich birnförmigen, etwas gekrümmten Körper bildet, der zu äußerst von einer Epithelschicht bekleidet wird. Die Wände der Lappen bestehen aus einem Keimepithel, in welchem ältere und jüngere Eier sowie Follikelzellen enthalten sind. Die Kavitäten dieser Lappen münden alle in die centrale Höhlung des Ovariums, deren Wand aus einem deutlich bewimperten Plattenepithel besteht, das unmittelbar in das Keimepithel der Wände der Lappen übergeht. Man kann also das ganze Ovarium als einen Sack mit stark gefalteten Wänden betrachten, die abwechselnd von Keimzellen und Cilienepithel gebildet sind und sich nach vorn unmittelbar in den schmalen, inwendig bewimperten Eileiter fortsetzen. Zwischen den einzelnen Lappen und an der Peripherie des Organs innerhalb des Epithels kommt ein, wenn auch ziemlich spärliches Bindegewebe vor. Diese Bindegewebszellen sind es, welche SABATIER (83a, p. 351 ff.) als Ausgangspunkt bei der Bildung der jungen Eier des fertigen Ovariums auffasst, mit welchen sie jedoch nichts gemein haben und von welchen sie dem Aussehen nach erheblich abweichen.

Es ist auch leicht einzusehen, dass eben das Vorhandensein dieses Bindegewebes zwischen und außer den Lappen des Ovariums und dem zwischen denselben befindlichen Plattenepithel die von ROULE (84, p. 160 ff.) gelieferte Beschreibung des Ovariums von *Ciona* veranlasst hat. Nach dieser Beschreibung (siehe p. 170) würde nämlich dieses Organ aus einer Menge Bindegewebsbalken bestehen, weite Lakunen des Organs begrenzend, welche inwendig mit einer Endothelschicht ausgekleidet sind, aus deren Zellen die Eier erzeugt werden, welche die Lakunen allmählich ausfüllen. Sowohl die Bindegewebsbalken wie ihre endotheliale Bekleidung stammen nach dem Verfasser von den Mesodermzellen, aus welchen das Ovarium ursprünglich entsteht.

Auch ich muss die ganze, die Höhlung begrenzende Innenwand des Ovariums mit ihren Keim- und Cilienepithelen als ein Derivat von der Wand der embryonalen Ovarialblase und also von Anfang an aus dem ursprünglichen Haufen von Mesenchymzellen herrührend bezeichnen, der die erste Anlage des Organs bildet. Dagegen halte ich es für wenig wahrscheinlich, dass auch die Bindegewebselemente des fertiggebildeten Ovariums von diesen mesenchymatischen Zellen herrühren. Ich bin vielmehr der Ansicht, dass sie

ihren Ursprung aus denjenigen Bindegewebszellen herleiten, welche in dem Stadium, wo die junge Ovarialanlage anfängt sich in Lappen zu theilen, dieselbe umgeben und bisweilen sogar zwischen die äußeren Wände der einzelnen Lappen eingedrungen sind. Gleich der oben erwähnten (p. 182), um das fertiggebildete Ovarium liegenden peripherischen Epithelschicht, die nach ROULE (84, p. 160) peritonealen Ursprungs ist, sind diese Bindegewebszellen allem Anschein nach sekundäre Erwerbe, die erst auf einem späteren Zeitpunkte sich an die ursprüngliche Genitalanlage anschließen.

Einfachere Verhältnisse bietet dagegen, wie VAN BENEDEN und JULIN nachgewiesen haben, der Bau des Ovariums besonders bei *Clavelina*, wo das Ovarium in einem mehr embryonalen Entwicklungsstadium stehen geblieben ist. Fig. 7, Taf. X stellt einen Querschnitt durch ein völlig ausgewachsenes Ovarium von *Clavelina lepadiformis*[1] dar und zwar nahe dessen einem Ende. Doch sind nur diejenigen Eier, welche sich in der unmittelbaren Nähe der hier nahe der Außenseite (*As*) des Ovariums liegenden Höhlung befinden, gezeichnet worden. Vergleicht man diese Zeichnung mit der von VAN BENEDEN et JULIN (87, Pl. XV, Fig. 14) gelieferten, so findet man einige recht bedeutende Abweichungen zwischen ihnen. Bei *Clavelina Rissoana* stellt die Höhlung des Ovariums eine T-förmige Figur dar, deren senkrechte Wände aus einem Plattenepithel bestehen, das am Anfang der transversellen Seitentheile in ein Keimepithel übergeht; der übrige transverselle Theil, d. h. die dorsale Wand des Ovariums, besteht aus einem Cylinderepithel, welches jedoch in der Mittellinie des Organs überaus dünn ist. Von dieser Cylinderzellenlage gehen die gestielten Follikel aus, welche die älteren Eier umschließen. Bei *Clavelina lepadiformis* aber ist die Höhlung dorsoventral ziemlich stark zugedrückt und die nach außen gekehrte Wand (*As*) wird nicht von einem Cylinderepithel, sondern von einem Plattenepithel eingenommen, das an der dorsoventralen Umbiegung beiderseits in eine recht dicke Keimschicht (*Ke*) mit Eiern in verschiedenen Entwicklungsstadien und Follikelzellen übergeht. Nur am Übergange zwischen dem Plattenepithel und dem Keimepithel könnte man vielleicht von einem Cylinderepithel sprechen. Auch die ventrale Wand der Kavität besteht zum größten Theil aus einer ähnlichen abgeplatteten Zellenlage wie die der dorsalen, und auf dieser Seite findet man auch die

[1] Die Untersuchung VAN BENEDEN et JULIN's bezieht sich, wie erwähnt, auf *Cl. Rissoana*.

älteren Eier, deren gestielte Follikel aus dem hier befindlichen Plattenepithel ihren Ursprung nehmen. Zu bemerken ist, dass der Bau des Ovariums auch gegen die Mitte hin in der Hauptsache von gleicher Beschaffenheit ist; die Höhlung ist jedoch hier erheblich weiter, und das Keimepithel hat eine größere Ausdehnung bekommen. In der Nähe des Eileiters, dessen Lumen eine direkte Fortsetzung der Ovarialkavität ist, tritt ein Cilienepithel an die Stelle des Plattenepithels.

Man kann sagen, dass bei *Clavelina lepadiformis* die Entwicklung innerhalb der beiden Partien der Keimschicht in der Richtung von der dorsalen Seite an gegen die ventrale vor sich geht, denn in der Nähe der ersten Seite findet man immer die jüngsten, am wenigsten differenzirten Entwicklungsstadien, während man an der ventralen Seite stets die ältesten Eier und die am längsten gestielten Follikel zu suchen hat[1]. Bei *Clavelina Rissoana* wäre das Verhältnis nach den erwähnten Verfassern ein ganz entgegengesetztes, was mir jedoch wenig wahrscheinlich vorkommt. Bei der Beschreibung der Fig. 14 und 14bis, Pl. XV, wo Querschnitte durch das reife Ovarium dargestellt werden, geben sie freilich nicht ausdrücklich an, welche Seite der Rücken- resp. der Bauchseite entspricht, aber in Übereinstimmung mit der Lage auf den übrigen Figuren (4, 9, 12 und 13 derselben Tafel) muss man diejenige, welche vom Cylinderepithel eingenommen wird und auch als »la voûte de cette même cavité« bezeichnet wird (87, p. 351), als die Rückenseite und die entgegengesetzte mit dem Plattenepithel als die Bauchseite auffassen, sofern nicht die beiden Seiten durch ein Übersehen verwechselt worden sind. — Jedenfalls entspricht der Bau des Ovariums von *Cl. lepadiformis* ziemlich genau den Verhältnissen bei der von Maurice (88, p. 459) beschriebenen Synascidie *Fragaroïdes aurantiacum*, denn auch hier herrscht dieselbe Entwicklungsrichtung im Keimepithel. Es giebt aber Abweichungen auch zwischen diesen beiden Formen, wenngleich sie von geringerer Bedeutung sind. So ist die Ovarialkavität von *Fragaroïdes* (siehe Fig. 79, Pl. XIX) wenigstens stellenweise von den Seiten her zusammengedrückt und nicht dorsoventral wie bei *Cl. lepadiformis*; der zwischen den gestielten Follikeln liegende Theil der Wand besteht auch hier ähnlich wie bei *Cl. Rissoana* aus einem Cylinderepithel. Nur in der Nähe der beiden Enden des Ovariums von *Fragaroïdes* (siehe Fig. 75, 76 und 78, Pl. XIX) wird die Höhlung in transverseller Richtung zusammengedrückt und hier ver-

---

[1] Auf die Entwicklung der Follikel werde ich später zurückkommen.

schmelzen auch die beiden, in der Mitte des Organs getrennten Keimschichten zu einer gemeinsamen Masse, von der die ganze ventrale Wand eingenommen wird. Bei *Cl. lepadiformis* wie bei *Cl. Rissoana* bleiben aber, wie oben angegeben wurde, die zwei Keimepithele ihrer ganzen Ausdehnung nach getrennt.

Nirgends habe ich bei den von mir untersuchten Formen einen so einfachen und übersichtlichen Bau des Ovariums gefunden wie gerade bei der oben beschriebenen *Clavelina lepadiformis*. Bei den meisten übrigen ist die Organisation der weiblichen Genitaldrüse eine weit komplicirtere geworden, und es ist überhaupt sehr schwierig, auch mit Hilfe einer Schnittserie durch dieselbe, sich eine völlig exakte Vorstellung von dem Plan ihres Baues zu bilden. Embryologische Untersuchungen über ihre Entwicklung scheinen hier nothwendig zu sein, ich habe aber keine Gelegenheit gehabt solche zu machen.

Annähernd wie bei *Clavelina* scheinen sich die Verhältnisse bei der von Julin (vgl. besonders 93a, p. 94 ff.) so eingehend studirten *Styelopsis grossularia* zu gestalten. Die einfache hermaphroditische Genitaldrüse liegt hier an der rechten Seite des Thieres. Auch bei dieser Form habe ich die Ovarialkavität in der Richtung von außen nach innen stark abgeplattet gefunden; ihre äußere Wand besteht aus einem etwas dickeren Cilienepithel, das beiderseits in ein Keimepithel übergeht, welches durch einen breiten, in der inneren Wand befindlichen Gürtel von Plattenepithel in zwei Seitenpartien getrennt ist. Auf der inneren Seite befinden sich auch die auf jedem Querschnitte nur ganz wenigen älteren Eier, deren Follikelstiele jedoch sehr kurz sind (vgl. Julin, 93a, p. 96). Die einwärts gegen das Thier gekehrte Peripherie des Ovariums wird auch von einer Epithelschicht bekleidet, die wohl wahrscheinlich dem »épithélium délimitant« Julin's entspricht, obgleich ich keine direkte Verbindung zwischen dieser Schicht und dem Cilienepithel der Außenwand des Ovariums habe finden können. Dagegen setzt sich jene Epithelschicht unmittelbar in die gleichartige, den Hoden umgebende Zellenschicht fort und ist unzweifelhaft demjenigen Epithel homolog, von welchem, wie wir gesehen haben, das Ovarium der *Ciona* umschlossen wird.

Von ähnlicher Beschaffenheit dürfte die Organisation des Ovariums auch bei der zu derselben Familie (*Cynthiidae*) gehörenden *Styela rustica* sein, wo die Ovarien lange, gewundene, röhrenähnliche Schläuche, einen an jeder Seite, bilden, welche an der

Innenseite der Körperwand befestigt sind und sich in die Kloake öffnen. Auch hier besteht die der Außenseite zugekehrte Wand der Höhlung des Ovariums aus einem ziemlich mächtigen Cilienepithel (siehe Fig. 8 *Ce*), welches gegen beide Enden hin, nachdem es sich einwärts gebogen hat, unmittelbar in ein Keimepithel (*Ke*) übergeht. Die Kavität ist jedoch keine so einfache wie im vorhergehenden Falle, sondern erscheint in eine große Anzahl sehr enger Kanäle getheilt. Die gegen die Lumina dieser Seitentheile gerichteten Wände sind entweder mit einem Keimepithel oder mit einem dünnen Plattenepithel ausgekleidet, welche beiden Zellenschichten mit einander sowie mit dem Cilienepithel in einem direkten Zusammenhange zu stehen scheinen. Im Allgemeinen besitzt das ganze Ovarium bei dieser Form einen sehr kompakten Bau, und seine Hauptmasse wird von den dicht an einander liegenden Eiern eingenommen, zwischen welche ein ganz spärliches Bindegewebe hineinragt. Rings um die centrale Eiermasse findet sich indessen eine recht mächtige Bindegewebshülle mit zahlreichen Blutlakunen. Zu äußerst ist, wie gewöhnlich, eine Epithelschicht vorhanden, die hier ein gut entwickeltes Cylinderepithel bildet. — Nach demselben Typus scheint das Ovarium von *Cynthia echinata* aufgebaut zu sein, dessen Bau gleichfalls ein sehr kompakter ist.

Bei *Polycarpa pomaria* bestehen die Genitalorgane aus einer großen Menge gewöhnlich hermaphroditischer sog. Polycarpen, welche oft die Innenseite des Hautmuskelschlauches seiner ganzen Länge nach auskleiden. Auch bei dieser Art ist die Höhlung des Organs in eine Menge schmaler Kanäle getheilt, deren Wände zum größten Theile aus einem gut ausgebildeten Cilienepithel bestehen, das an verschiedenen Stellen durch ein Keimepithel ersetzt wird. Eine deutliche Vertheilung des letzteren in zwei Partien habe ich nicht finden können, möglich ist aber, dass sich ursprünglich eine solche Anordnung eben so wie bei *Ciona* im embryonalen Stadium nachweisen lässt. Das Innere des Ovariums wird zum großen Theil von einem Bindegewebe eingenommen, an welchem oft das Cilienepithel der Wände der Kanäle auf langen Strecken unmittelbar befestigt ist; die Eier liegen mehr zerstreut als bei den letztbeschriebenen Formen. — Der Hoden besteht ebenfalls aus zerstreuten Schläuchen, welche sich gewöhnlich in der Nähe der Peripherie des Organs entwickeln. Nach KUPFFER (75, p. 217) entsteht zur Zeit der Eireife an einem Ende dieser Bildung, die sich nunmehr in die Länge ausgedehnt hat, ein kurzer Eileiter.

Gehen wir nun zur Familie *Ascidiidae* über, so treten uns auch hier Verhältnisse entgegen, die denen bei *Ciona intestinalis* und der von VAN BENEDEN und JULIN beschriebenen *Phallusia scabroïdes* ähneln.

Ciona canina, welche der *C. intestinalis* so nahe steht, dass sie etwa nur als eine Varietät derselben aufzufassen ist, zeigt auch ein Ovarium, dessen Bau mit demjenigen dieser Form völlig übereinstimmt. So bildet dieses Organ auch hier eine dem Äußeren nach einheitliche Masse, deren Inneres jedoch aus einer Menge dicht an einander liegender Lappen besteht.

Bei den übrigen zu dieser Familie gehörigen Formen, also bei den Arten der Gattungen *Ascidia* und *Ascidiella* sowie auch bei *Corella parallelogramma* nähert sich das Ovarium in seiner äußeren Organisation mehr dem Hoden. Es bildet hier eine reich verzweigte Drüse, die mit ihren Kanälen den Magen sowie den mittleren Theil des Darmes und zwar dessen dem Kiemensack zugewandte Seite netzförmig umspinnt. Alle Kanäle vereinigen sich indessen schließlich zu einem Eileiter, der häufig eine beträchtliche Länge hat und dem Vas deferens entlang nach der Kloake verläuft, wo er ausmündet. Eben so wenig wie bei *Phallusia scabroïdes*, welcher diese Formen in dem Bau ihres Ovariums am meisten zu gleichen scheinen, findet hier in dem völlig ausgebildeten Ovarium eine Theilung der Keimschichten in zwei getrennte Partien statt. Es ist jedoch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass in frühen embryonalen Stadien auch hier eine solche Doppelheit zu finden ist. Es hat mir aber an Material gefehlt, um die zur Ermittelung dieser Verhältnisse erforderlichen Untersuchungen auszuführen.

Das Keimepithel und die Entwicklung der Follikel.

Nach dieser Abschweifung will ich auf die Zusammensetzung des Keimepithels und die Entwicklung der Follikel, namentlich die der Follikelzellen, zurückkommen. Für die Schilderung davon wähle ich zuerst weder *Ciona* noch *Clavelina*, sondern hauptsächlich *Styela rustica*, weil ich bei dieser deutlicher ausgeprägte und stärker in die Augen fallende Verhältnisse als bei irgend einer anderen von mir untersuchten Form gefunden habe. Fig. 8 stellt einen Theil der einen Keimschicht (*Ke*) dar, die sich direkt in das gut entwickelte Cilienepithel (*Ce*) fortsetzt, welches die äußere Seite der Ovarialkavität begrenzt und ziemlich stark gefaltet ist. Die Keimlage selbst besteht wenigstens in dem größten Theile ihrer Ausdehnung deutlich

aus zweierlei Zellen. Man findet nämlich unter Anderem größere, fast sphärische oder mehr ellipsoidische (*E*) mit gleichfalls recht ansehnlichen, gerundeten oder etwas ovalen Kernen, die einen größeren Nucleolus[1] einschließen, der sich gleich den Nucleolen der jüngeren und älteren Eier mit Eosin stark färbt; die färbungsfähigen Bestandtheile des Kernnetzes scheinen vorzugsweise in der Peripherie des Kernes gegen die ebenfalls chromatische[2] Kernmembran gelagert zu sein. Diese Theile der Kernsubstanz zeigen im Gegensatze zum Nucleolus eine größere Affinität für Hämatoxylin. Der übrige Raum des Kernes wird von einem ziemlich reichlichen Kernsaft ausgefüllt, der demselben ein helles Aussehen verleiht. Um jeden dieser Kerne findet sich eine mehr oder weniger deutlich begrenzte Protoplasmazone. Bisweilen scheint keine eigentliche Grenze zwischen zwei benachbarten Protoplasmamassen vorhanden zu sein, was vermuthlich von der Konservirung abhängt. Eine wirkliche doppelt kontourirte Zellmembran giebt es doch nicht, höchstens eine ganz dünne Wandschicht. Das Plasma erscheint zuerst fein granulirt und färbt sich, wenn auch nur schwach, durch Hämatoxylin.

Zwischen diesen großen Zellen finden sich beträchtlich kleinere (*Fz*) eingestreut, in welchen ganz kleine, gewöhnlich langgestreckte, mehr oder weniger ovale Kerne eingeschlossen sind, die nur selten einen deutlichen Nucleolus, sondern gewöhnlich nur eine Anzahl durch Hämatoxylin gefärbter Körnchen und außerdem einen Kernsaft enthalten. In dieser Hinsicht stimmen sie mit den Follikelzellen älterer Eier überein, wo eine solche Anordnung häufig zu sehen ist. Im Folgenden (siehe p. 189 ff.) will ich auch nachzuweisen suchen, dass es eben solche Zellen sind, die sich wirklich zu den Zellen der Follikelkapsel um das ältere Ei entwickeln. In Folge dessen ist es also klar, dass schon in diesem frühen Stadium wirkliche Primordialeier und Follikelzellen als selbständige und neben einander befindliche Bildungen auftreten.

Am Übergange zum Cilienepithel trifft man indessen undifferenzirtere Zellen (*I.z*), von welchen es sich nicht mit Sicherheit entscheiden lässt, ob sie künftige Ei- oder Follikelzellen sind. Es

---

[1] Ich nehme hier sowie im Folgenden den Namen »Nucleolus« in dem von FLEMMING (82, p. 138) angegebenen Sinne als eine im Kern befindliche Substanzportion von besonderer Beschaffenheit dem Kerngerüst und dem Kernsaft gegenüber, von stärkerem Lichtbrechungsvermögen als beide und mit glatter, abgerundeter äußerer Oberflächenform.

[2] Siehe FLEMMING, 82, p. 130 (Chromatin = die färbbare Substanz des Kerns).

ist möglich, dass es solche Zellen sind, die man, wie JULIN (93a, p. 106 ff.), als Mutterzellen sowohl der künftigen Eier als der Follikelzellen zu betrachten hat. Mitotische Kerntheilungen, durch welche diese Differenzirung in ungleichwerthige Zellen stattfände, habe ich jedoch nicht mit völliger Gewissheit bei diesen Zellen konstatiren können. Dabei ist aber zu bemerken, dass es oft recht schwer hält, Mitosen in den Geschlechtszellen der Ascidien nachzuweisen, da man weiß, dass die ursprünglichen Chromosomen ganz wenig an der Zahl (bei *Styelopsis* vier) und von unbedeutender Größe sind sowie auch keine so langgestreckte Form besitzen, wie es gewöhnlich der Fall zu sein pflegt, sondern dass sie mehr gerundet, nucleolenähnlich sind. Wenn hierzu noch kommt, dass ein Kern häufig durch die Schnitte in zwei oder mehrere Theile zerlegt worden ist, wird man zugeben, dass die wenigen und kleinen Chromosomen leicht übersehen oder mit Nucleolen verwechselt werden können, besonders wenn sie auf verschiedene Schnitte vertheilt sind.

Derselbe Bau des Keimepithels findet sich auch bei den übrigen untersuchten Formen, jedoch nicht ganz so deutlich wie bei *Styela rustica*. So finden wir bei *Clavelina* (Fig. 7) in den beiden Keimschichten erheblich kleinere Kerne zwischen den größeren eingestreut, welche letzteren den Primordialeiern angehören, sowie eine Anzahl undifferenzirter Zellen, welche eben das obenerwähnte Cylinderepithel an der Grenze des Plattenepithels in der dorsalen Wand des Ovariums bilden. — Am wenigsten ausgeprägt erscheint die beschriebene Organisation bei der Gattung *Ciona*, wo die jungen Follikelzellen der Keimschicht auffallend spärlich und auch von unansehnlicher Größe sind. In diesem Umstande hat man ohne Zweifel den Grund zu suchen, warum mehrere derjenigen Verfasser, welche sich vorzugsweise mit der Ovogenese und der Bildung der Follikelzellen hierher gehörender Arten beschäftigt haben, z. B. FOL, ROULE und SABATIER, diese Zellen entweder übersehen oder anders gedeutet haben.

Um die Follikelhülle in ihrer Entwicklung weiter zu verfolgen, halte ich es für das Zweckmäßigste, von Neuem auf die Verhältnisse im Ovarium von *Clavelina lepadiformis* (Fig. 7) zurückzukommen, denn nirgends ist der Entwicklungsgang ein so deutlicher wie hier. Wie bei *Styela rustica* liegen die Primordialeier auch hier anfänglich ganz und gar in der recht dicken Keimschicht eingeschlossen und sind von den an ihrer Oberfläche zerstreuten Follikelzellen nur unvollständig umgeben. Bei *a* auf Fig. 7 sehen wir jedoch ein junges Ei, das noch immer im eigentlichen Keimepithel eingeschlossen ist,

auf der nach außen gekehrten Seite aber einen zusammenhängenden Überzug von Follikelzellen zeigt, während der nach innen, der Höhlung des Ovariums zugewandte Theil solcher Zellen vollkommen entbehrt. Durch *b* wird ein junges Ei bezeichnet, dessen ganze Peripherie mit einer kontinuirlichen Schicht von Follikelepithel bekleidet ist, welches nur an einem Punkte mit der inneren Wand des Ovariums zusammenhängt und zwar eben an der Stelle, wo das eigentliche Keimepithel aufhört und das Plattenepithel anfängt. Sonst ist das Ei über die Begrenzung der Keimschicht hinaus verschoben und in das hier befindliche Bindegewebe eingesenkt worden (das indessen auf der Figur nicht gezeichnet ist). Denkt man sich nun das Epithel an beiden Seiten des Anheftungspunktes des Eies (durch eine Vermehrung seiner Zellen mittels Theilung) etwas ausgedehnt, so hat man ein Stadium vor sich, dem das durch *c* angegebene entspricht, wo die Follikellage des Eies eine erste Andeutung eines dicht am Keimepithel entspringenden Stieles bekommen hat. Bei *d* sieht man ein etwas älteres Ei, an dem das Follikelepithel sich ebenfalls in einen Stiel fortsetzt, dessen Verbindung mit der inneren Ovarialwand nicht sichtbar ist, weil der Schnitt ihn nicht in seiner ganzen Länge, sondern nur einen Theil seiner einen Wand getroffen hat. Dies ist auch die Ursache, dass kein Lumen zu sehen ist, wesshalb die ganze Bildung scheinbar solid aussieht. Noch einen Schritt weiter in seiner Entwicklung ist das durch *e* bezeichnete Ei gelangt, indem sein Follikelstiel eine recht bedeutende Länge erreicht hat; auch ist dieses Ei nahezu reif, wie es sein Kern zeigt, welcher die für das Ascidienei in diesem Stadium charakteristische amöbenähnliche Form angenommen hat. Recht oft werden aber Stiele angetroffen, die eine noch größere Länge erreicht haben, welche eben so groß oder sogar größer ist als der Diameter des Eies selbst.

Namentlich bei älteren Eiern, welche durch andere, jüngere von der Höhlung des Ovariums her nach dessen Peripherie gedrängt worden sind, finden sich dergleichen lange Follikelstiele. Letztere verlaufen meistentheils in vielen Krümmungen und werden nicht selten durch den Druck der umliegenden Eier verengt, bis sie schließlich in die gemeinschaftliche Ovarial-Kavität ausmünden, in welche die Eier bei ihrer Reife durch diese Kanäle hineinfallen. Welche Kraft es ist, die das reife Ei durch diesen engen Gang treibt, ist mir jedoch unbekannt, da Muskeln im Ascidienovarium gänzlich fehlen. Vielleicht werden die Eier durch das Bersten der Wände des Stieles freigemacht. — Den Eiern *f*, *g* und *h* scheint es auf derselben Figur

vollständig an gestielten Follikeln zu fehlen, obgleich sie unmittelbar an der Ovarialwand liegen, dieses Verhältnis ist aber nur ein scheinbares und kommt lediglich davon, dass auf dem betreffenden Schnitte die Stiele nicht getroffen worden, sondern auf den zunächst vorhergehenden oder nachfolgenden zu finden sind.

An dem Eie *e* bemerken wir die Eigenthümlichkeit, dass auch zwischen denjenigen Stellen, wo das Follikelepithel des Eies in das des Stieles übergeht, die Follikelschicht ununterbrochen ist, so dass der Dotter des Eies nicht unmittelbar an den Boden des Stiellumens grenzt, sondern durch eine dünne Follikelschicht von demselben getrennt ist, wiewohl man vielleicht erwarten könnte, dass das Ei an dieser Stelle nackt und ohne Follikelzellen wäre. Geht man aber auf das Stadium zurück, welches durch das Ei *b* repräsentirt wird, wo wir eine auch an der Anheftungsfläche des Eies völlig geschlossene Follikelschicht finden, noch bevor sich ein Stiel entwickelt hat, so erklärt sich dieser Umstand leicht.

Wir finden also, dass die Entwicklung der Follikel genau in der von VAN BENEDEN und JULIN beschriebenen Weise vor sich geht.

Nicht selten werden innerhalb einer und derselben Follikelkapsel zwei Eier angetroffen (Fig. 9, Taf. X), die häufig verschiedenen Alters sind und in Folge dessen sich in verschiedenen Entwicklungsstadien befinden. Die freien Flächen der beiden Eier sind von der zusammenhängenden Follikelschicht bekleidet, die sich wie gewöhnlich in einen Stiel (*St*) fortsetzt, während den gegen einander gekehrten Seiten eine äußere Follikelhülle gänzlich fehlt.

Wesentlich derselbe Bau dürfte bei den Follikeln der meisten Ascidien zu finden sein, wenn es auch häufig mit großen Schwierigkeiten verknüpft ist, die Stiele nachzuweisen, besonders wenn der Bau des Ovariums ein mehr kompakter ist und die Eier dicht an einander gedrängt liegen, wodurch auch ihre Follikelstiele stark verengt werden. Es wird also von einem glücklichen Zufall abhängen, ob die Follikelstiele auf den Schnitten in größerer Ausdehnung und in ihrem Zusammenhang mit den Eiern getroffen werden, so dass man ihre wirkliche Natur feststellen kann.

Kaum bei irgend einer anderen Form dürften sie indessen eine so große Länge wie bei *Clavelina* erreichen. So beschreibt JULIN (93a, p. 96 u. 126) dieselben bei *Styelopsis* als ganz kurz (»court pédicule«). Auch die übrigen zur Familie *Cynthiidae* gehörenden Formen scheinen sehr kurzgestielte Follikel zu haben, so z. B. *Polycarpa pomaria*, bei welcher die Eier fast unmittelbar unter der

inneren Wand des Ovariums liegen und nur durch einige wenige Zellen mit derselben verbunden sind. Bei *Styela rustica* und *Cynthia echinata* ist es mir aber trotz sehr eifrigen Suchens nicht gelungen, solche Follikelstiele aufzufinden. Entweder sind sie hier überaus stark reducirt oder fehlen ganz und gar, und obgleich ich ihr Vorhandensein nicht mit Bestimmtheit leugnen will, lässt es sich doch sehr wohl denken, dass bei diesen Formen die Eier während ihrer ganzen Entwicklung in dem ursprünglichen Keimepithel eingeschlossen bleiben, da es ja bekannt ist, dass das Ovarium hier einen höchst kompakten Bau besitzt, indem die Eier dicht an einander gedrückt liegen.

Bei *Ascidia mentula* habe ich jedoch einmal einen Follikelstiel angetroffen, der einem ziemlich jungen Ei angehörte und ungefähr dieselbe Länge wie der größte Diameter des Eies hatte. Bei *Ascidiella venosa* habe ich ebenfalls das Follikelepithel um das Ei sich in einen Stiel fortsetzen sehen. Auch bei *Ciona intestinalis* habe ich solche gestielte Follikel gefunden, in welchen Kerne eingeschlossen waren. Auch SABATIER (83 a, Pl. VII, Fig. 10, 12 u. 13, p. 359) zeichnet und beschreibt solche Follikel bei derselben Form, es ist aber zu bemerken, dass sie nach seiner Ansicht nur eine Fortsetzung der »membrane amorphe« sind, die sich rings um die Follikelzellen befindet und nach ihm wahrscheinlich von Bindegewebsnatur ist. Demgemäß werden von ihm die Wände des Stieles als nur aus einer solchen dünnen Membran ohne Kernelemente bestehend abgebildet. In diesem Zusammenhange will ich erwähnen, dass ich mitunter an lebendem Material von dieser Form unter dem Deckgläschen und bei schwachem Drucke stielähnliche Fortsätze beobachtet habe, die sich unmittelbar an die Follikelschicht des Eies anschlossen, in denen aber sich keine deutlichen Zellen mit Kernen finden ließen. Dieser letztere Umstand könnte jedoch davon abhängen, dass die lichtbrechende Fähigkeit der Kerne nur höchst unbedeutend von der der umgebenden Membran abweicht, wesshalb man dieselben an lebendem Material gar nicht oder nur mit großer Schwierigkeit beobachten kann. Es liegt aber auch recht nahe, die Erklärung anzunehmen, dass es sich in diesem Falle nicht um einen wirklichen Follikelstiel, sondern um die äußerste, dünne Hülle handelte, die FOL unter dem Namen »la couche folliculaire membraniforme« beschreibt und die häufig sehr abgeplattete, gewöhnlich degenerirte und undeutliche Kerne einschließt (siehe p. 244 ff.).

Wie schon früher gesagt (p. 170), erwähnt ebenfalls LACAZE-

Duthiers (74, p. 586 ff., Pl. XXIII, Fig. 9) bei der Beschreibung von *Molgula roscovita*, dass die Eier »suspendus par un pédoncule« sind, allein ob wir es hier mit der im Vorhergehenden beschriebenen Bildung zu thun haben, scheint doch etwas zweifelhaft, wenn auch nicht ganz unmöglich.

Gehen wir nun zur Entwicklung der einzelnen Follikelzellen über. Bereits im Keimepithel (siehe Fig. 8, Taf. X) findet man hier und da junge Follikelzellen (*Fz*), welche gleichsam in der Peripherie der Primordialeier (*E*) eingesenkt erscheinen, was wohl vom gegenseitigen Drucke der Zellen der Keimschicht und von der nach außen hin wenig scharfen Begrenzung der jungen Eier abhängt, die ein solches Einpressen benachbarter Zellen gegen die oberflächlichste Schicht des Eiplasmas zu gestatten scheint. Überhaupt ist die eigene Begrenzung der Follikelzellen in diesem Stadium eine sehr undeutliche, und ihre Protoplasmahülle scheint überaus dünn zu sein: so stellen sich die nach innen, unmittelbar an die Höhlung des Ovariums grenzenden Follikelkerne als fast nackt dar, indem sie nur von einer kaum sichtbaren Protoplasmahülle überzogen sind (siehe Fig. 8). Auch in einem etwas späteren Stadium erscheinen die Follikelzellen noch deutlicher in der Peripherie des Eies gleichsam eingesenkt (siehe Fig. 10, Taf. X, die ein junges Ei von *Clavelina lepadiformis* darstellt). Die Follikelzellen liegen hier, ähnlich wie in der Keimschicht, in der Peripherie des Eies zerstreut, ohne eine zusammenhängende Schicht zu bilden, und ihre Protoplasmahüllen sind weder unter einander noch gegen das Plasma des Eies deutlich begrenzt, wesshalb das Ganze scheinbar den Eindruck eines Eies mit freien, in der Peripherie liegenden Kernen macht. Noch mehr wird dieser Eindruck dadurch erhöht, dass man zu äußerst in der Peripherie des Eies und zwar außerhalb der obengedachten Kerne eine strukturlose Membran beobachten kann, die dem Ei selbst anzugehören scheint, die aber in der That von den Follikelzellen an ihrer nach außen gerichteten Seite abgesondert sein muss. Auch bei sonstigen Formen, wie z. B. bei *Ciona*, ist das Verhältnis ein ähnliches.

Sicherlich ist dies einer der Umstände, die Sabatier zu der Annahme veranlasst haben, dass die Follikelzellen an der Peripherie des Eies entstehen. Es leuchtet ein, dass diese Membran der oben (p. 169) beschriebenen »membrane externe amorphe« Sabatier's entspricht, innerhalb welcher die Follikelzellen in der Peripherie des Eies gebildet würden, dagegen kann ich aber nicht der Ansicht desselben Verfassers (83a, p. 353) beitreten, dass diese Membran mit

Kupffer's Eihaut oder Chorion (70, p. 122) homolog sei, denn nach Letzterem befindet sich diese Haut an der nach innen gegen den Dotter gekehrten Seite der Follikelzellen und scheint nicht einmal in den frühen Stadien entstanden zu sein, aus welchen Sabatier seine »membrane amorphe« abgebildet hat. Auch finde ich keinen Grund, der für ihre Bindegewebsnatur spräche, und Sabatier führt keinen triftigen Beweis dafür an. Dagegen bin ich mit ihm völlig einverstanden, wenn er erklärt (83a, p. 359), dass dieselbe nicht als eine Dottermembran und also vom Dotter selbst erzeugt zu betrachten ist. Kupffer selbst (70, p. 120) beschreibt übrigens auch diese äußerste Membran als eine ganz helle, homogene, dünne Haut, die an ihrer Innenseite mit einem einfachen Epithel aus im Profile spindelförmigen Zellen versehen ist, wohingegen nach ihm der Dotter in den frühesten Stadien keine Dotterhaut besitzt.

Indessen beschreibt auch Pizon (93, p. 276) eine solche Membran bei jungen Eiern von Botrylliden. Er sagt nämlich von diesen: »chacune possède encore sa zone protoplasmique et sa membrane propres«. Mitunter bekommt man auch Bilder zu sehen (siehe Fig. 11, Taf. X, die ein junges Ei von *Corella parallelogramma* vorstellt), wo das Protoplasma durch die Einwirkung der Konservirung etwas geschrumpft ist und wo eine deutliche Membran, die dem Ei selbst anzugehören scheint, das Ganze umgiebt. Vergleicht man aber die benachbarten Schnitte, welche ein und dasselbe Ei getroffen haben, so wird man finden, dass wenigstens einige von den hellen Partien der Peripherie des Eies aus Theilen von Follikelzellen bestehen, deren Kerne auf dem fraglichen Schnitte nicht getroffen worden sind. Die größten der hellen Randpartien dürften jedoch der Schrumpfung des Plasmas zugeschrieben werden müssen. Wenn die Membran zum Ei selbst gehört hätte und eine Absonderung von seinem Protoplasma gewesen wäre, würde sie aller Wahrscheinlichkeit nach dasselbe bei seiner Schrumpfung begleitet haben; nun scheint sie aber von der Schrumpfung völlig unberührt und den peripherischen Theilen des Eies gegenüber, welche an denjenigen Stellen, wo sie sich von der Membran getrennt haben, keine Spur einer Dottermembran aufweisen, ganz selbständig zu sein.

Die obenerwähnte Membran ist ohne allen Zweifel die »membrane vitelline très mince«, welche nach Roule (84, p. 162) die jungen Eier umgiebt und innerhalb welcher sich die im Inneren des Eies erzeugten Follikelzellen verbreiten.

Im Anschluss an v. Davidoff (89, p. 124) und andere, frühere

Verfasser bin ich geneigt, diese Membran als von den Follikelzellen nach außen abgesondert zu bezeichnen, jedoch mehr in Form einer Cuticula als nur einer Zellmembran.

Anfänglich sind die Follikelzellen ziemlich stark abgeplattet, aber da, wo die Kerne liegen, linsenförmig verdickt. In den allerfrühesten Stadien in der Peripherie des Eies zerstreut (siehe oben), treten sie recht bald an einander, um eine geschlossene Hülle um das Ei zu bilden. An den Stellen, wo sich diese durch die Einwirkung der Reagentien von der eigenen Substanz des Eies getrennt hat, erscheint das ganze Epithel in Form einer dünnen Membran, die nur rings um die spindelförmigen Kerne schwache Anschwellungen zeigt. Deutliche Grenzen zwischen den Zellen in radialer Richtung habe ich in diesem Stadium weder an lebendem Material, von der Oberfläche gesehen, noch an fixirtem Material auf Schnitten finden können. Auf einer etwas weiter vorgeschrittenen Entwicklungsstufe wird die Follikelhülle höher, und ihre Zellen werden im Durchschnitt quadratisch oder mehr länglich rechteckig. Auch erscheinen die Zellen deutlicher von einander abgegrenzt, von einer wirklichen Membran aber zwischen ihnen kann nicht die Rede sein.

Die Kerne der Follikelzellen haben einen ovalen Umkreis und enthalten wenigstens bei *Styela rustica*, um welche es sich hier zunächst handelt, gewöhnlich eine Anzahl gleichgroßer Chromatinkörnchen, die sich durch Hämatoxylin begierig färben, wie es schon in der Keimschicht dieser Form der Fall war. Nur selten findet man einen größeren, mehr central liegenden Körper, der als ein Nucleolus betrachtet werden könnte, aber auch dieser färbt sich dann durch Hämatoxylin. Bei der Gattung *Ciona* dagegen habe ich recht oft in den entsprechenden Zellen einen kleinen Nucleolus angetroffen, der sich durch Safranin stark färbt.

Ungefähr auf diesem Zeitpunkte in der Entwicklung der Follikelzellen ist es, wo eine deutliche Membran an der Grenze zwischen den Innenflächen der Follikelzellen und der Peripherie des Eies auftritt. Diese Membran ist Kupffer's und Fol's oben erwähntes Chorion, van Beneden et Julin's »membrane anhyste de l'oeuf« oder »enveloppe ovulaire anhyste«. Nach Kupffer (70, p. 123 u. 72, p. 365) ist diese Membran oder »Eihaut«, wie er sie auch nennt, eine dünne Cuticula, die von den Follikelzellen an deren innerer, gegen den Dotter gekehrter Seite abgesondert wird und die wenigstens bei *Ciona canina* zu finden ist, schon bevor die später inner-

halb derselben liegenden Testazellen gebildet sind. Auch nach VAN BENEDEN et JULIN (87, p. 369, u. JULIN, 93a, p. 123) ist sie epithelialen Ursprungs, entsteht zwischen den Follikel- und den Testazellen und mithin nach der Bildung der letzteren, ähnlich wie es sich nach dem Befunde KUPFFER's bei *Ciona intestinalis*, *Ascidia mentula*, *parallelogramma* und *complanata* verhält (72, p. 369). An dieselbe Auffassung schließt sich FOL (83a, p. 134) an.

MORGAN (90, p. 201) dagegen nimmt an, dass diese Membran vom Ei selbst und zwar entweder direkt aus der schließlich sehr dünnen Membran ursprünglichen Eiprotoplasmas, die nach der Bildung des Deutoplasmas als eine schmale, peripherische Schicht übrig ist, gebildet oder von dieser abgesondert wird.

Gleich KUPFFER bin ich der Ansicht, dass diese Membran von den Innenflächen der primären Follikelzellen in Form einer Cuticula abgesondert wird, denn auf solchen Schnitten, wo sich die Follikelschicht an irgend einer Stelle vom Dotter des Eies abgelöst, begleitet die Membran, wie ich gefunden habe, die Follikelzellenschicht bei dieser Ablösung, anstatt an der Peripherie des Eies selbst zu bleiben, was sie unzweifelhaft würde gethan haben, wenn sie wirklich zum Ei selbst gehört hätte. In Folge dessen will ich für diese Membran den Namen Chorion, in so weit man darunter wie HERTWIG (90, p. 9) eine von Follikelepithel gebildete Membran versteht, anstatt der Benennung »Eihaut« oder »Dottermembran« beibehalten, wenn man damit wie derselbe Verfasser eine vom Dotter selbst abgesonderte Membran meint. Im Folgenden werden wir auch finden, dass dieselbe während der ganzen Entwicklung meistens mit der oberflächlichen Schicht des Dotters nicht in Berührung steht, sondern von dieser weit entfernt ist.

Degenerationserscheinungen.

Fast zu derselben Zeit, wo die Chorionmembran an der inneren Seite der Follikelzellen entsteht, ist das Protoplasma dieser Zellen bei den meisten Formen der Sitz eines eigenthümlichen Degenerationsprocesses, einer Vacuolenbildung, welche für die Follikelzellen des reifen Eies bei der Mehrzahl der Ascidien so charakteristisch ist.

Bei der Gattung *Ciona* sind die Vacuolen Anfangs nur wenig an der Zahl, aber groß und nehmen den größten Theil des Volumens der Follikelzellen ein (siehe Fig. 12, Taf. X). Nachher theilt sich der Inhalt in immer kleinere, durch dünne Protoplasmabalken getrennte Höhlungen, wodurch die ganze Zelle ein reticulirtes Aus-

sehen bekommt (siehe Fig. 13 u. Fig. 17, Taf. X). Diese Struktur ist es eben, die den Namen »cellules spumeuses« (FOL, 83b, p. 96) veranlasst hat. Oft findet man in der Nähe des Zellkerns einen, namentlich in lebendem Zustande etwas lichtbrechenden Körper von einem amöboiden Aussehen mit Fortsätzen, welche unmittelbar in die Trabekeln des Netzes des Protoplasmas übergehen. In der That ist dieser Körper nichts als der Überrest des ursprünglichen Zellprotoplasmas, das sich, wie gewöhnlich bei vacuolisirten Zellen, um den Kern am längsten erhält (siehe dieselben Figuren).

Nun tritt auch zwischen den Zellen in radialer Richtung eine deutliche Membran auf, die an denjenigen Stellen, wo die Seitentheile der Zellen von einander etwas getrennt worden sind, als ein deutlicher Querbalken zwischen dem Chorion und der äußeren Follikelmembran erscheint (siehe Fig. 13, Taf. X). Von der Oberfläche her zeigen sich auch die Zellen an lebendem Material von einander deutlich abgegrenzt und mehr oder weniger regelmäßige, gewöhnlich sechsseitige Facetten darstellend.

Ihre Flächen, besonders die nach außen gekehrten, runden sich nunmehr ab (siehe Fig. 13), so dass sie die äußere Follikelmembran nur mit ihren Spitzen berühren (vgl. KUPFFER, 70, p. 122). Es ist dies die erste Andeutung der eigenthümlichen Umwandlung, welche die Follikelzellen von *Ciona* erfahren, nachdem die Eier völlig reif geworden und in den Eileiter gelangt sind, und welche darin besteht, dass sie sich zu langen, konischen Papillen verlängern, deren Länge häufig dem Durchmesser des Eies selbst nahe kommt. Solche Papillen werden bereits von KROHN (52, p. 313) bei *Phallusia mammilata* beschrieben, obgleich er sie für Aggregate kernloser Zellen hält. Und KUPFFER (70, p. 125, Pl. VIII, Fig. 4, 5 u. 6) beschreibt und zeichnet dieselben bei *Ciona canina*, wesshalb ich mir hier erlaube, auf seine Abbildung von denselben zu verweisen. Ihr Aussehen hat auch einen anderen ihnen von FOL gegebenen Namen, »cellules papillaires«, veranlasst.

Nach CHABRY (87, p. 189 ff.) liegt die Bedeutung dieser Vacuolisirung und Papillenbildung der Follikelzellen darin, dass sich dadurch die reifen, befruchteten Eier im Wasser schwebend halten, während sie ihre erste Embryonalentwicklung durchlaufen.

Auch bei den übrigen zur Familie *Ascidiidae* gehörenden Formen kommen ähnliche Anordnungen vor, wenngleich die Entwicklung bei ihnen nicht eine solche Vollendung erreicht hat. So findet man z. B. bei *Ascidiella venosa* um die reifen Eier oder um diejenigen,

welche schon eine Furchung erfahren haben, eine Follikelepithelschicht, deren Zellen sich gegen die Spitzen ein wenig verschmälern, die aber nur etwa $^1/_6$—$^1/_8$ des Eidurchmessers erreichen. Ihr Protoplasma enthält große, mit Luft oder vielleicht mit Flüssigkeit erfüllte Räume.

Als Repräsentant der Gattung *Ascidia* wähle ich *A. mentula*, bei welcher der weite Eileiter während eines großen Theils des Sommers von reifen Eiern prall gefüllt ist. Die betreffenden Zellen sind ungefähr von derselben Größe wie bei voriger, haben aber eine mehr cylindrische oder sechsseitig prismatische Form, so dass sie sich näher an einander schließen und einen dichten Kranz um das Ei bilden; ihr Protoplasma erscheint fein reticulirt.

Bei *Corella parallelogramma* stellen die Follikelzellen eine dichtgeschlossene Hülle von sechsseitig prismatischen Zellen dar, die stark vacuolisirt sind; oft wird der innere Theil der Zelle von einem einzigen großen Raume eingenommen, während der Inhalt in ihrer Spitze feiner netzartig vertheilt ist und häufig auch Partien von zusammenhängendem Plasma einschließt (Fig. 14, Taf. X).

Bei *Styelopsis grossularia* wiederum, wo die Eier sich innerhalb des Körpers des Mutterthieres entwickeln und also keine besonderen Apparate für ihr Schweben im Wasser nöthig sind, ist die Entwicklung in einer ganz anderen Richtung gegangen. Anstatt vacuolisirt zu werden und an Volumen zuzunehmen, nehmen diese Zellen hier an Größe ab und bilden eine ganz dünne Schicht um das reife Ei (vgl. Julin, 93 a, p. 126). — Ähnliche Verhältnisse sind auch bei *Clavelina* zu finden, wo die Eier gleichfalls ihre erste Entwicklung innerhalb des Mutterthieres durchlaufen (vgl. Seeliger, 82, p. 378 ff. und Fol, 83 b, p. 130).

Bei *Styela rustica* dagegen, deren Embryonen sich im Freien entwickeln, sind diese Zellen verhältnismäßig groß und halbkugelähnlich geformt.

Bei den *Molguliden* sind die Follikelzellen des reifen Eies im Allgemeinen mehr abgeplattet, haben jedoch eine mehr oder weniger konvexe Außenseite, und das Protoplasma ist gewöhnlich nicht vacuolisirt (vgl. Kupffer, 72, p. 360, Lacaze-Duthiers, 74, p. 584 u. Fol, 83 b, p. 128).

Allein nicht nur das Protoplasma der Follikelzellen ist einer Degeneration unterworfen, sondern auch ihre Kerne sind sehr oft einem solchen Processe ausgesetzt, welcher von Flemming (85, p. 223) Chromatolyse genannt wird.

Bei der Gattung *Ciona* findet man in den konischen Papillen, in welche sich die Follikelzellen umgewandelt haben, oder schon in den Follikelzellen der älteren Ovarialeier einen zumeist sphärischen, stark lichtbrechenden, etwas fettglänzenden Körper, der aus dem degenerirten Kern besteht. Diese Bildungen werden schon von Kupffer (70, p. 125, Pl. VIII, Fig. 4) als gelbe Körper mit abwechselnder Lage an der Basis oder näher an der Spitze der Papillen beschrieben und abgebildet; wie Kowalevsky (71, p. 104) habe ich aber an lebendem Materiale keinen gelben Farbenton bei ihnen finden können. Sie färben sich gewöhnlich, wenn auch bisweilen ziemlich schwach, durch Eosin und erscheinen mitunter in eine Anzahl gleichfalls eosinophiler Körnchen aufgelöst.

Bei *Styela rustica* trifft man ebenfalls häufig um etwas ältere Ovarialeier Follikelzellen, deren Kerne degenerirt sind und die bei Doppelfärbung mit Hämatoxylin und Eosin von letzterem Farbstoffe überaus intensiv gefärbt werden. Das Chromatin bildet auch hier entweder eine fast homogene, lichtbrechende Masse (siehe Fig. 15, Taf. X, *D.f*), oder es ist in eine Anzahl Körnchen aufgelöst. Im letzteren Falle sind die Kerne in hohem Grade denjenigen Zellkernen ähnlich, die sich häufig in der peripherischen Bindegewebsschicht um das Ovarium finden und aller Wahrscheinlichkeit nach aus Leukocytkernen bestehen. Auch in diesen werden dergleichen eosinophile Körnchen angetroffen, und es ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass solche Wanderzellen in der That innerhalb der Follikelhülle hineindringen, denn bisweilen werden solche frei zwischen den Eiern des Ovariums angetroffen.

Bei den meisten übrigen der untersuchten Arten habe ich ebenfalls ähnliche Degenerationserscheinungen in den älteren Follikelzellkernen gefunden, indem die Chromatinsubstanz bald in eine einzige Masse umgebildet, bald in eine geringere Anzahl Körnchen aufgelöst ist, die in dem gewöhnlich gleichfalls umgebildeten Protoplasma zerstreut liegen, denn eine Kernmembran findet sich nunmehr nicht.

Innerhalb des Kreises der Tunicaten finden wir mithin bei den Follikelzellen ähnliche Degenerationserscheinungen wieder, wie sie zuerst Flemming (85, p. 223) in den entsprechenden Zellen der Säugethiere nachgewiesen hat.

Auch das Protoplasma sowohl älterer als jüngerer Eier weist recht oft degenerative Veränderungen auf. Nicht selten findet man, dass fast sämmtliche Eier eines Ovariums einer solchen Degeneration unterworfen sind.

Es scheint diese Degeneration der Ovarien vorzugsweise im Spätsommer stattzufinden und zwar bei Individuen, welche ihre Reproduktionsverrichtungen abgeschlossen haben, aber auch zu anderen Zeiten und sogar im Anfang des Sommers erblickt man solche Phänomene. Ohne Zweifel hängen diese Erscheinungen von den je nach den Arten verschiedenen, wenig bekannten Fortpflanzungszeiten ab, allein gleich den Verhältnissen bei den Vertebraten können die Degenerationsprocesse, wie es scheint, in einzelnen Eiern zu jeder beliebigen Zeit des Sommers auftreten. Wie es sich damit im Winter verhält, ist mir völlig unbekannt; auch scheint dieser Frage meines Wissens in der Litteratur keine Aufmerksamkeit gewidmet worden zu sein.

Es ist indess offenbar, dass wir es in den unten zu beschreibenden Fällen mit denselben degenerativen Veränderungen zu thun haben, welche Caullery (94b, p. 667) bei den zwei Synascidien *Circinalium concrescens* und *Polyclinum luteum* beschrieben hat. Besonders deutlich habe ich diese Degenerationserscheinungen in dem mit Davidoff's Sublimat-Essigsäure fixirten Ovarium einer im Vorsommer eingesammelten *Cynthia echinata* gefunden. Oft sind es ziemlich junge Eier, die umgebildet sind, aber auch ältere. Die Follikelzellen sind in fast allen Eiern des ganzen Ovariums degenerirt, und sehr häufig erscheint die ganze Follikelschicht wie aufgelöst und ihre Membranen verschwunden[1]. — Im Protoplasma solcher Eier wird oft eine große Anzahl freier Kerne angetroffen, welche in ihrem Aussehen und ihrer Größe mit den Follikelzellkernen, die zu den unveränderten Eiern gehören, oder mit denjenigen, wo die ersten Degenerationserscheinungen auftreten, vollständig übereinstimmen. In der That dürften auch diese Kerne nichts Anderes sein als die Kerne in das Ei eingewanderter Follikelzellen, denn mitunter (siehe Fig. 29, Taf. X) findet man, dass in solchen Eizellen die sonst deutliche Grenze zwischen der Follikelschicht und dem Ei selbst fast verwischt ist und die mehr oder weniger degenerirten Kerne dieser Schicht im Begriffe sind, in die Zelle einzuwandern, wo die noch bläschenförmigen und mit einer deutlichen Membran versehenen kleinen Kerne oft bis an das Keimbläschen des Eies hervordringen (siehe Fig. 29 *E.f*), das sich sehr lange unverändert er-

[1] Bei *Molgula nana* habe ich in einem Ovarium, wo fast sämmtliche Follikelzellen degenerirt waren, durch Osmium stark geschwärzte Körnchen im Plasma der Eier angetroffen, ein Umstand, der als eine eintretende Fettdegenerirung gedeutet werden könnte.

hält. Innerhalb der Eizelle scheinen die eingewanderten Follikelkerne noch mehr degenerative Veränderungen zu erfahren, die als eine Chromatolyse charakterisirt werden können. Das Chromatin ist nämlich Umbildungen unterworfen, so dass es zu Körnchen koncentrirt wird, welche sich mit Hämatoxylin stark färben, wodurch sie von den eosinophilen Dotterkugeln leicht unterschieden werden. Im Plasma der degenerirten Eier werden überall zwischen dem Netzwerk des Plasmas solche chromatische Körnchen angetroffen, welche ich als Reste chromatolytisch umgewandelter Follikelkerne bezeichnen muss, denn nicht selten (siehe Fig. 29 *D.f*) findet man dieselben in Gruppen von je einigen wenigen angeordnet. Bei der Degeneration der Kerne häuft sich Anfangs die Chromatinsubstanz zu getrennten Partien an der Kernperipherie dicht neben der Kernmembran (siehe Fig. 29 *E.f'*), während der centrale Theil von einem hellen Kernsaft eingenommen wird. In einem späteren Stadium löst sich die Kernmembran gänzlich auf, wodurch die oben erwähnten Gruppen von Chromatinkörnchen sich frei machen. Um diese Gruppen scheint nämlich nunmehr jede Spur der sie ursprünglich umgebenden Membran verschwunden zu sein, wesshalb sie im Eiplasma frei eingebettet zu liegen kommen, denn Zellgrenzen lassen sich noch weniger um dieselben nachweisen, obgleich es anzunehmen ist, dass nicht nur der Kern der Follikelzelle, sondern auch ihr Protoplasma sich an der Einwanderung in das Ei betheiligt hat, da es sich schwerlich denken lässt, dass der Kern allein eine solche Wanderung unternommen hätte. Auch ist es wahrscheinlich, dass das helle Plasma der Follikelzellen sehr bald mit dem der Eizelle zusammenfließt, denn letzteres selbst zeigt oft nach diesem Einwanderungsprocesse eine auffallend helle Farbe, welche sie in den unveränderten Eiern von derselben Größe sonst nicht besitzt.

Allein auch die Eizellen selbst zeigen in diesem Zustande eine starke Neigung, mit einander zu verschmelzen. Im Vorhergehenden wurde nachgewiesen, wie die Follikelzellschicht oft bereits am Anfang der eintretenden Degeneration undeutlich und die Begrenzung des Eies nach außen mehr unbestimmt wird. Wenn nun zwei solche Eier nahe an einander liegen, kann ein Zusammenfließen derselben sehr leicht stattfinden, und sehr oft sind mehrere Eier in einem solchen Syncytium einbegriffen. Das Ganze ähnelt nunmehr ziemlich stark den auf denselben Präparaten vorkommenden Hodensäcken mit den ebenfalls durch Hämatoxylin gefärbten Kernen der spermatogenen Zellen und mit den blau gefärbten Köpfen der jungen Sper-

matozoiden. Von der Hodensubstanz unterscheiden sich jedoch die degenerirten und verschmolzenen Eier außer durch ihre Lage zwischen den anderen Eiern auch durch die hier und da eingestreuten großen, fast unveränderten Keimbläschen oder die nach dem Verschwinden der Kernmembran noch eine Zeit lang persistirenden, großen Keimflecke, welche Bildungen ja niemals in dem Hoden angetroffen werden, wo nur den Follikelzellen an Größe gleiche Kerne nebst den hämatoxylingefärbten, körnerähnlichen Spermatozoidenköpfen zu finden sind.

Ob auch Leukocyten (CAULLERY's »cellules mésenchymateuses«) in die Eier einwandern und zu ihrer Degeneration beitragen, will ich dahingestellt sein lassen. Bei dieser Form habe ich indessen solche stark eosinophile Kerne, welche ich bei *Styela rustica* als Wanderzellen gedeutet habe, weder in den Eiern, noch in den übrigen Theilen des Ovariums nachweisen können.

Bei *Styela rustica* finde ich ebenfalls solche degenerirte und verschmolzene Eier, die Degeneration scheint aber hier später einzutreten, nachdem die Bildung von Dotterkugeln schon stattgefunden hat, denn die gemeinsame Protoplasmamasse stellt sich wegen der in derselben befindlichen eosinophilen Dotterkugeln als schwach eosingefärbt heraus. Dagegen habe ich in dem einzigen Ovarium, wo ich bei dieser Form in der Plasmamasse die oben genannten Erscheinungen deutlich angetroffen habe, nicht die für *Cynthia echinata* so charakteristischen, durch Chromatolyse entstandenen Chromatinkörner, sondern nur verhältnismäßig wenige eingewanderte Follikelkerne[1] nachweisen können, welche durch Hämatoxylin gefärbte Körnchen einschließen und nur selten degenerative Veränderungen zeigen. Wahrscheinlich liegt hier ein Fall vor, wo die Degeneration soeben eingetreten, aber noch nicht besonders weit fortgeschritten ist. — In den übrigen, fast zu derselben Zeit konservirten Ovarien fanden sich kaum andere Spuren einer Degeneration als die umgewandelten Follikelzellen an der Peripherie der Eier (siehe p. 199).

Ohne mich auf die reiche Litteratur über die Bildung der Follikelzellen bei den übrigen Tunicaten einzulassen, will ich doch erwähnen, dass die meisten derjenigen Verfasser, welche in der jüngsten Zeit diese Frage behandelt haben, sich für den Ursprung

[1] Es ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass ein Theil dieser Kerne zu degenerirten Testazellen gehört (siehe unten p. 240).

der betreffenden Elemente aus Zellen außerhalb des Eies ausgesprochen haben.

Die Eizelle.

Wenn im Vorhergehenden in nächster Übereinstimmung mit VAN BENEDEN und JULIN's Darstellung, wie es mir scheint, unstreitige Beweise für den extraovulären Ursprung der Follikelzellen geliefert und Verhältnisse nachgewiesen worden sind, welche die Möglichkeit irgend einer anderen Bildungsweise derselben auszuschließen scheinen, muss man nothwendig die Frage aufwerfen, was die Verfasser, wie z. B. FOL, SABATIER und ROULE, veranlasst hat, eine intraovuläre Herkunft der fraglichen Zellen anzunehmen. Ich glaube, die Ursache dieses Umstandes in einigen recht eigenthümlichen Processen gefunden zu haben, die in einem gewissen Stadium im Inneren der Eizelle selbst vor sich gehen und die, wie oben angedeutet wurde, auch mich eine Zeit lang dazu verleiteten, für diese Zellen dieselbe Entstehungsweise wie die oben erwähnten Verfasser anzunehmen. Ich gehe desshalb nun dazu über, die Beschaffenheit der Eizelle und ihres Kernes und im Zusammenhang damit die oben angedeuteten Erscheinungen im Zellkörper zu schildern.

Der Dotter.

Das Protoplasma der jüngsten Eier erscheint in lebendem Zustande nahezu homogen, hell und durchsichtig (vgl. KUPFFER, 70, p. 120 u. a.), bei der Behandlung mit Fixirungsmitteln aber findet man, dass es aus einer Menge von Körnchen besteht, die in einer hellen Zwischensubstanz zerstreut liegen, welche auf den Schnitten dem ganzen Ei in diesem Stadium ein helles Aussehen verleiht. Bei Doppelfärbung mit Hämatoxylin und Eosin wird die Kornsubstanz von Hämatoxylin gefärbt, während die Zwischensubstanz fast ungefärbt bleibt. In einem etwas späteren Stadium nehmen die Körnchen erheblich an Zahl zu und rücken näher an einander, wodurch das Protoplasma ein mehr gleichförmiges, fein granulirtes Aussehen erhält. Die Zwischensubstanz scheint nun sehr spärlich vorhanden zu sein, und das Ganze färbt sich intensiv durch Hämatoxylin oder Gentianaviolett bei Doppelfärbung mit letzterem Farbstoff und Safranin.

Ungefähr zu demselben Zeitpunkte, wo das Ei die Hälfte seiner definitiven Größe erreicht hat, fängt die Bildung der eigentlichen »Dotterkugeln« an, denn als solche kann ich die oben gedachten Körnchen des jungen Eies nicht betrachten. Die Dotterkugeln werden

leicht dadurch charakterisirt, dass sie sich durch Eosin, wenngleich mitunter ziemlich schwach, färben lassen. Nach der Behandlung mit FLEMMING's Gemisch sind sie jedoch für alle Farbstoffe fast unempfänglich.

Im Allgemeinen scheint die eigentliche Dotterbildung in dem zunächst um das Keimbläschen liegenden Gebiete zu beginnen und von da nach der Peripherie des Eies fortzuschreiten (vgl. KUPFFER, 70, p. 120). So habe ich bei *Ciona intestinalis* an sowohl lebendem, als auch an fixirtem Materiale häufig eine solche Dotterzone um den Kern beobachten können, während die peripherische Schicht am frischen Materiale noch fast hyalin und am konservirten feinkörnig war.

Bei *Ciona* sind diese Dotterkugeln ganz klein und dicht angehäuft mit einer höchst unbedeutenden Zwischensubstanz. Bei *Styela rustica* sind sie anfänglich in ganz geringer Menge vorhanden und in der Nähe des Kerns zerstreut und erreichen eine recht bedeutende Größe (siehe Fig. 15 *Dk* u. Fig. 16, Taf. X). Zwischen den eosingefärbten Dotterkugeln sieht man wenigstens Anfangs (siehe Fig. 15 *Zs*, Taf. X), selbst wenn die Dotterbildung im ganzen Plasma des Eies fortgeschritten ist, ein deutliches Netz von einer körnigen oder fast fadenähnlichen Substanz, die sich durch Hämatoxylin begierig färbt und ohne Zweifel der Rest des ursprünglichen Eiprotoplasmas ist (vgl. JULIN, 93a, p. 122 u. 127). Auch bei mehreren anderen Formen, wo die Dotterkugeln nicht so dicht gedrängt liegen, kann eine solche Zwischensubstanz beobachtet werden.

DAVIDOFF (89, p. 155 ff.) dagegen nimmt an, dass bei *Distaplia magnilarva* das ganze Protoplasma auf einmal in Dotterkugeln zerfällt. denn er hat keine Stelle finden können, wo sie früher als anderswo entständen; auch hat er, selbst mit den stärksten Vergrößerungen. nicht die geringste Spur eines unveränderten Protoplasmas entdecken können. — In älteren Stadien wird diese Zwischensubstanz auch bei *S. rustica* sehr spärlich oder verschwindet ganz und gar (siehe Fig. 16).

Merkwürdigerweise habe ich indessen im Gegensatze zu MORGAN (90, p. 199 ff., siehe auch oben p. 196) gefunden, dass die Dotterkugeln etwas älterer Eier von *Clavelina lepadiformis* in der Peripherie und zwar zunächst innerhalb der Follikelepithelschicht am deutlichsten ausgeprägt sind, während dagegen die inneren, um den Kern liegenden Theile gleichzeitig noch feiner und gleichförmiger granulirt sind, ohne dass man distinkte Dotterkugeln unterscheiden kann. (Ich habe dieses Verhältnis auf Fig. 7, Eier *e* und *h* anzudeuten

versucht.) Betreffs der Dotterbildung dieser Form äußert sich auch SEELIGER in der oben angedeuteten Richtung, indem er sagt (82, p. 376): »Ich glaube), dass die Bildung der großen Dotterelemente von der Peripherie den Ausgang nimmt und nach und nach den größten Theil des Eidotters ergreift.«

Dagegen finde ich an meinen Präparaten von *Clavelina* in jüngeren Eiern kein Gegenstück zu der von SEELIGER (82, p. 368 ff., Taf. I, Fig. 3—6 u. 8) beschriebenen und abgebildeten »hellen Schicht« in der Peripherie der Eizelle, welche Schicht nach diesem Verfasser aus einer gallertartigen Masse bestehen würde. Zwar habe ich sowohl bei dieser Form als bei der Mehrzahl der übrigen untersuchten Arten peripherische, helle Partien ohne merkbare Struktur bisweilen gefunden, beim Vergleich mit anderem Material aber habe ich solche Funde stets auf Schrumpfungserscheinungen durch eine Zusammenziehung des Eiplasmas gegen das Centrum zurückführen können, welche entweder bei der Konservirung oder bei der Behandlung behufs der Paraffineinbettung stattfindet.

Auch in dem fast reifen Ovarialei von *Clavelina* habe ich jene Gallertschicht nicht gefunden, welche bei reifen Eiern verschiedener anderen Formen (siehe unten p. 239) um die Testazellen ausgebildet wird, und SEELIGER selbst (82, p. 376, Taf. I, Fig. 9) leugnet ihr Vorhandensein in diesem Stadium.

In älteren Eiern von *Cynthia echinata*, in denen die Dotterbildung schon vor sich gegangen ist, habe ich in der Peripherie des Dotters sehr oft eine zusammenhängende Reihe von eigenthümlichen, lichtbrechenden Körnchen gefunden, die größer als die gewöhnlichen eosinophilen Dotterkugeln sind und abweichend von diesen sich dem Eosin und anderen Farbstoffen gegenüber fast gänzlich neutral verhalten. Es sind diese Bildungen vielleicht als eine besondere Art von Dotterkugeln zu betrachten. Mitunter werden sie auch im Dotter selbst und zwar in der Nähe des Keimbläschens angetroffen.

Das Keimbläschen.

Nach der Beschreibung der Beschaffenheit und Umwandlung des Dotters gehe ich zur Schilderung des Keimbläschens über. Ich will indess schon im Voraus erwähnen, dass ich mich hier auf keinen näheren Bericht über die Bauverhältnisse und Umbildungen desselben weder in den allerfrühesten Stadien noch in den spätesten, bei der Reife und der Befruchtung eintretenden einlassen werde. Es hat mir nämlich an hinlänglichem Vergleichungsmaterial und an völlig

passendem Material überhaupt gefehlt, auch gehört es nicht in den Rahmen der vorliegenden Untersuchungen, auf diese Verhältnisse näher einzugehen. Übrigens sind diese Stadien bereits vorher von Seiten Julin's Gegenstand einer, wie es scheint, besonders genauen und erschöpfenden Schilderung in seiner oben häufig citirten Arbeit (94a) gewesen, die ja doch nur eine vorläufige Mittheilung ist. Ich begnüge mich desshalb damit, auf diese Arbeit des Näheren zu verweisen. Wir wollen also das Keimbläschen und die von demselben ausgehenden Erscheinungen während derjenigen Periode verfolgen, welche zwischen der ersten Bildung des Eies und dessen Vorbereitungen zur Reife liegt.

Im Obigen (p. 188) ist der Kern des sehr jungen, in der Keimschicht eingeschlossenen Eies bereits beschrieben worden. Ungefähr dasselbe Aussehen behält das Keimbläschen bei *Styela rustica*, während die Follikelzellschicht noch in Ausbildung begriffen ist, und auch eine Zeit lang nach dem Eintreten der Dotterbildung. Doch ist das Kernnetz sammt seinen zahlreichen hämatoxylingefärbten Körnchen reicher entwickelt und gleichmäßiger vertheilt worden, so dass diese letzteren nunmehr nicht vorzugsweise an der Kernperipherie gelagert sind. Bei Doppelfärbung mit Safranin und Gentianaviolett werden diese Körnchen von Gentianaviolett, wenngleich schwach, gefärbt (siehe Flemming, 92a, p. 762).

In frischem Zustande erscheint der Kern völlig hell und fast homogen, mit Ausnahme des in demselben eingeschlossenen, stark lichtbrechenden Nucleolus, nach Zusatz von stark verdünnter Essigsäure aber zeigt sich in seinem Inneren ein deutliches Gerüst aus Strängen und Körnchen, wie Flemming (92a, p. 762) nachgewiesen hat und ich selbst nach Behandlung mit 1%iger Essigsäure, am Rande des Deckgläschens zugesetzt, habe beobachten können. Es ist mir jedoch nicht immer möglich gewesen, das Vorhandensein dieses Kernnetzes an konservirtem Materiale zu konstatiren; vielmehr bekommt man oft den Eindruck, als bestände der Inhalt aus einer Menge größerer oder kleinerer, ohne näheren Zusammenhang im Kernsaft zerstreuter Körnchen. Durch Anwendung besonders von Flemming's Gemisch, sowie auch anderen Konservirungsmitteln, z. B. Sublimat-Essigsäure, und bei nachfolgender Färbung mit Safranin-Gentianaviolett oder Hämatoxylin-Eosin kommt oft ein feines Netzwerk aus Fasersubstanz zum Vorschein, welches für alle Farbstoffe unempfänglich zu sein scheint und folglich aus Linin bestehen dürfte

(siehe HERTWIG, 92, p. 37 u. FLEMMING, 92a, p. 763). Auf diesem Gerüste sind die obenerwähnten Körnchen gelagert.

Namentlich bei *Ciona* nimmt die Kernsubstanz ausschließlich des Nucleolus in einem späteren Stadium ein mehr homogenes und gleichförmiges Aussehen an, und es hält nunmehr sehr schwer, verschiedenartige Bestandtheile in derselben zu unterscheiden.

Noch später, wenn das Ei seiner Reife nahe ist, nimmt der Kern jenes eigenthümliche, amöbenartige Aussehen an (siehe Fig. 7*e*, Taf. X), das wir aus den Abbildungen von VAN BENEDEN et JULIN (87, Pl. XV, Fig. 14) sowie von MAURICE (88, Pl. XIX, Fig. 79) kennen. Der Inhalt erscheint nunmehr körnig und die Kernmembran, die mit einem deutlichen Umriss sowohl nach außen gegen das Protoplasma als nach innen gegen den Kerninhalt hin bisher scharf hervorgetreten ist, fängt in diesem Entwicklungsstadium an, undeutlich zu werden, um zuletzt vollständig zu verschwinden (vgl. JULIN, 93a, p. 124).

Der Nucleolus.

Bereits in dem jungen Primordialei des Keimepithels von *Styela rustica* fanden wir (p. 188) im Kern einen deutlich eosinophilen Nucleolus. Dieser Körper erhält sich auch während der ferneren Entwicklung des Eies bis zur Reife, wo er verschwindet und vom Protoplasma absorbirt wird (siehe JULIN, 93a, p. 125).

In lebendem Zustande zeigt er sich als ein stark lichtbrechender Körper von einer am öftesten sphärischen Form und mit einer meistens excentrischen Lage im Kern. Bei *Ciona intestinalis*, die mir als hauptsächliches Untersuchungsmaterial in frischem Zustande gedient hat, ist der Nucleolus nur selten homogen und solchenfalls zumeist in den jüngsten Eiern, sondern weist gewöhnlich zwei verschiedene Bestandtheile auf. Den größten Theil nimmt eine stärker lichtbrechende, etwas fettglänzende Substanz ein, von welcher die andere, vacuolenähnliche, weniger stark lichtbrechende und mithin blässere Portion entweder vollständig umschlossen oder wenigstens zum größten Theile begrenzt wird.

Letztere hat eine kreisrunde Begrenzung und am häufigsten eine excentrische Lage, indem sie der Peripherie des Nucleolus mehr oder weniger nahe liegt (vgl. Fig. 13, Taf. X). Bei Zusatz von verdünnter Essigsäure und auch nach Behandlung mit den meisten der von mir benutzten Fixirungsflüssigkeiten erscheint in dieser Portion eine Anzahl lichtbrechender Körnchen (vgl. HERTWIG, 78, p. 191), welche wohl wie die Körnchen und Stränge des Kernnetzes

als im Kern präformirt zu betrachten sind, obgleich sie erst bei der Anwendung gewisser Reagentien zum Vorschein kommen.

Die zuerst genannte, stärker lichtbrechende Kernsubstanz ist es, welcher HERTWIG (78, p. 191) die Benennung Nuclein beigelegt, während er der anderen den Namen Paranuclein gegeben hat. Gegen diese Benennungen verwahrt sich FLEMMING (82, p. 149, Fußnote 2), weil nach seiner Ansicht das Nuclein sowohl in dem stärker als in dem schwächer lichtbrechenden Theile vorhanden sein kann; außerdem lässt es sich nicht mit Bestimmtheit entscheiden, ob in dem blässeren Theil eine besondere chemische Modifikation vorliegt, die eine eigene Benennung, Paranuclein, rechtfertigen könnte.

JULIN (93 a, p. 121) aber giebt an, der Nucleolus des Keimbläschens von *Styelopsis grossularia* bestehe einzig und allein aus Paranuclein. »Il présente«, sagt er, »toutes les réactions de la paranucléine, tandis que sa paroi propre reste entièrement achromophile.«

Wenn man aber unter der Benennung Nuclein eine Substanz versteht, die destillirtem Wasser und gewissen Lösungen gegenüber die von HERTWIG (92, p. 35) angegebenen Reaktionen zeigt, so muss ich diesem Verfasser Recht geben, wenigstens was die Zusammensetzung des Nucleolus von *Ciona intestinalis* betrifft. Denn nachdem ich destillirtes Wasser zu einer Anzahl in frischem Zustande isolirter Eier dieser Form am Rande des Deckgläschens zugesetzt hatte, quoll in einem der beobachteten Eier ein Nucleolus, der vor dem Versuche einen Diameter von 16 μ hatte und dessen weniger stark lichtbrechende Partie einen Durchschnitt von 8 μ hatte, bis zu 18 μ auf, wogegen der letztere Theil keine merkliche Veränderung erfuhr, nur dass sein Inhalt körnig wurde. Auch nach Behandlung mit einer gesättigten Lösung von Magnesiumsulfat quoll ein zweiter, ebenfalls aus einem Ei von *Ciona intestinalis* stammender Nucleolus, der sich als fast homogen ohne irgend welche differente Partien erwies, und schien sich allmählich gänzlich aufzulösen, wobei die Kernmembran gleichzeitig stark einschrumpfte und der Kerninhalt körnig wurde. Aus diesem Grunde muss ich, wenn auch mit einigem Bedenken, annehmen, dass die Hauptmasse des Nucleolus aus Nucleinstoff besteht.

Es lässt sich indessen nicht leugnen, dass der Nucleolus, wie oben erwähnt, bei einer gelungenen Doppelfärbung mit Hämatoxylin-Eosin dem letztgenannten Farbstoffe gegenüber eine größere Affinität zeigt, ein Umstand, der nach HERTWIG (92, p. 36) für dessen Paranucleinnatur sprechen würde. Bei Einfachfärbung mit Hämatoxylin

wird die Hauptmasse des Nucleolus jedoch von diesem Farbstoffe ziemlich intensiv gefärbt, und bei Doppelfärbung mit Safranin-Gentianaviolett wird sie von Safranin stark gefärbt.

Hier bewährt sich folglich HERTWIG's (92, p. 43) Äußerung über die Keimflecke: »In ihren chemischen Eigenschaften sind die Keimflecke von den echten Nucleolen, die sich in den gewöhnlichen Kernfarbstoffen nicht tingiren und aus Paranuclein bestehen, verschieden. Auf der anderen Seite ist aber auch nicht ausgemacht, ob ihre Substanz mit dem Nuclein des Kerngerüstes vollkommen identisch ist. Zur Zeit ist dieser Punkt trotz der zahlreichen, über den Kern erschienenen Untersuchungen nicht in befriedigender Weise aufgeklärt.«

Auch die Beschaffenheit der weniger stark lichtbrechenden, vacuolenähnlichen Bildung scheint nicht völlig ermittelt zu sein, und es fragt sich, ob nicht eine wirkliche Vacuole hier vorliege. In frischem Zustande betrachtet, macht diese Bildung häufig den Eindruck, als bestände sie aus einem mit Flüssigkeit erfüllten Bläschen. Eine Pulsirung in der hypothetischen Vacuole, wie sie HÄCKER (93, p. 282 ff.) bei Eiern von Echinodermen gesehen hat, habe ich nicht beobachten können, zu bemerken ist aber, dass man das frische Ei nur eine ganz kleine Weile in lebendem Zustande unter dem Mikroskope erhalten kann, und es ist wohl denkbar, dass die Zusammenziehungen und Erweiterungen, falls sie vorkommen, so langsam geschehen, dass sie während dieser kurzen Zeit nicht deutlich merkbar sind. STEPANOFF (69, p. 212) nennt auch diese Bildungen bei *Ciona intestinalis* Vacuolen.

An konservirtem Materiale findet man häufig im Nucleolus eine große Menge kleiner vacuolenähnlicher Bildungen (siehe Fig. 14, Taf. X), welche aller Wahrscheinlichkeit nach als Kunstprodukte anzusehen sind, die besonders durch die Wasser entziehende Wirkung des Alkohols hervorgerufen worden sind (vgl. FOL, 83a, p. 93).

Mit diesen kleinen Höhlungen darf man jene große Vacuole nicht verwechseln, die häufig in dem Nucleolus der ältesten Ovarialeier zu finden ist (siehe Fig. 17, Taf. X) und oft eine so große Ausdehnung hat, dass sie das Volumen des Nucleolus zum größten Theil einnimmt, so dass in der Peripherie nur eine schmale Zone übrig bleibt. Diese Randschicht könnte man der von JULIN (93a, p. 116) bei *Styelopsis* beschriebenen »paroi propre« vergleichen, wenn sie sich nicht im Gegensatze zu der von ihm beschriebenen Membran, die »entièrement achromophile« ist, als färbbar erwiese. Nicht selten findet man in dieser großen, allem Anscheine nach mit Flüssigkeit

erfüllten Höhlung eine Anzahl fester, lichtbrechender Körnchen (siehe Fig. 17), vielleicht Coagulationsprodukte, die wahrscheinlich bei der Fixirung entstanden sind. Mitunter ist der Nucleolus in diesem Stadium stark geschrumpft, dies beruht wohl aber muthmaßlich auf einer Wirkung der Reagentien, besonders des wasserausziehenden Alkohols, denn wenigstens an frischem Materiale habe ich keine solche Schrumpfung nachweisen können.

Dasselbe Verhältnis wie bei *Ciona* habe ich betreffs der Nucleolen auch bei den meisten übrigen untersuchten Formen gefunden.

Der Nebennucleolus.

In dem etwas älteren Keimbläschen kann man oft außer dem großen Nucleolus noch einen oder mehrere, gewöhnlich kleinere beobachten, die man passend Nebennucleolen (Flemming, 82, p. 146) nennen könnte. In den allerersten Stadien, wo die Eier noch im Keimepithel eingeschlossen liegen, finde ich keine solchen (siehe Fig. 8, Taf. X). Allein bereits früh, und zwar oft bevor das Eiplasma sein feingranulirtes Aussehen (siehe p. 203) bekommen hat, werden sie in einzelnen Eiern angetroffen. Am häufigsten kommen sie jedoch in Eiern vor, deren Plasma sich durch Hämatoxylin färbt, und wo also die eigentliche Dotterbildung noch nicht angefangen hat. Jedoch enthalten bei Weitem nicht alle Eier solche Körper, wovon man sich am leichtesten bei mikroskopischer Untersuchung eines frischen Ovariums überzeugt, das unter dem Deckgläschen ausgebreitet und einigem Drucke ausgesetzt worden ist. Auf Schnittpräparaten, wo jedes Keimbläschen oft auf mehrere einzelne Schnitte vertheilt ist und der Haupt- und der Nebennucleolus nicht immer zu einem und demselben Schnitte gehören, wird es häufig schwieriger, sich eine exakte Vorstellung von ihrer Frequenz zu machen. Auch in älteren Eiern, in denen die Dotterbildung schon eingetreten ist und die sich ihrer Reife nähern, sind Nebennucleolen nicht selten vorhanden, sie sind aber dann häufig beträchtlich kleiner als sonst und liegen gewöhnlich in der unmittelbaren Nähe des großen Nucleolus (siehe Fig. 17, Taf. X).

Was ihre relative Größe im Verhältnis zum Hauptnucleolus im Übrigen betrifft, sind sie, wie oben angedeutet wurde, meistentheils erheblich kleiner als derselbe, da sie nur selten dessen halben Diameter oder mehr erreichen, sondern gewöhnlich viel kleiner sind (siehe Fig. 12, Taf. X). In vereinzelten Fällen erreichen sie indessen nahezu die Größe des Hauptnucleolus, wesshalb solche Eier scheinbar mit zwei Hauptnucleolen versehen sind.

Wenn Nebennucleolen überhaupt vorkommen, findet sich in den meisten Fällen nur einer in jedem Kern. ROULE (83, p. 1071) giebt an, dass die »nucléoles adventifs ou secondaires«, mit denen ich diese Nebennucleolen für identisch halten muss, in dem jungen Ei von *Ciona intestinalis* in einer Anzahl von zwei bis drei vorhanden sind, und erklärt außerdem, dass sie später an Zahl zunehmen, so dass sie sich auf fünf bis sechs belaufen. Letztere Angabe ist jedoch wahrscheinlich ein Irrthum, der vielleicht auf einer Verwechselung mit den oben erwähnten Chromatinkörnchen des Kerngerüstes beruht, welche mitunter eine Größe erreichen können, die derjenigen der Nebennucleolen nahe kommt, von denen sie indessen, wie wir im Nachfolgenden finden werden, in wichtigen Beziehungen abweichen. Auf seinen Figuren bildet er niemals eine größere Anzahl denn zwei »nucléoles secondaires« als innerhalb eines und desselben Keimbläschens vorkommend ab (siehe 84, Pl. VIII, Fig. 80, 5). Dies ist auch die größte Anzahl, die ich bei dieser Form habe nachweisen können.

Bei einer *Molgula*-Art finde ich häufig zwei Nebennucleolen, die nur unbedeutend kleiner als der Hauptnucleolus sind, und in einem Ei derselben Art habe ich drei fast gleich große Nucleolen angetroffen, so dass man in diesem Falle schwerlich entscheiden kann, welcher von ihnen den Hauptnucleolus repräsentirt und welche die Nebennucleolen ausmachen. Im Keimbläschen eines fast reifen Eies von *Ascidiella patula* habe ich drei ganz kleine Nebennucleolen angetroffen. In einem extremen Falle habe ich einmal an frischem Materiale von *Corella parallelogramma* etwa zwölf Nebennucleolen gezählt, welche der Hauptnucleolus an Größe beträchtlich übertraf.

Bei *Cynthia echinata* habe ich im Kern eines Eies, dessen Follikelschicht degenerirt und gleichsam aufgelöst war (siehe p. 200 ff.), eine Menge ganz kleiner Körnchen gesehen, die man den Nebennucleolen vergleichen könnte; der Hauptnucleolus desselben Kerns erscheint unregelmäßig kontourirt und schließt in seiner ganz schwach gefärbten Hauptmasse eine Anzahl stärker gefärbter Körnchen ein, die in Größe und Färbung mit den frei im Kern liegenden sehr nahe übereinstimmen. Auch ist es höchst wahrscheinlich, dass letztere aus ersteren stammen und also Auflösungsprodukte des Hauptnucleolus sind. Dasselbe Verhältnis habe ich ebenfalls bei *Styelopsis grossularia* angetroffen (vgl. JULIN, 93a, p. 125: »parfois il« [le nucléole] »se fragmente«).

Clavelina lepadiformis ist die einzige Form, bei der ich trotz genauer Durchmusterung mehrerer Schnittserien verschiedener Ovarien

keine Nebennucleolen habe finden können. Diese Thatsache steht in völliger Übereinstimmung mit VAN BENEDEN et JULIN's (87, p. 354 ff.) Angabe über dasselbe Verhältnis bei *Clavelina Rissoana*, in deren Keimbläschen sie nichts gefunden haben, was als ROULE's »nucléoles accessoires« gedeutet werden könnte. »Il n'existe,« fügen sie hinzu »jamais dans la vésicule germinative qu'un seul corps chromatique«.

SABATIER (84, p. 43) hebt zwar, wie FOL (83b, p. 92), ausdrücklich hervor, dass es bei *Ciona* nur einen Nucleolus gebe, es scheint mir aber aus einigen der Zeichnungen des Ersteren (z. B. 84, Pl. XXIII, Fig. 27 u. 29) hervorzugehen, dass auch er bisweilen dergleichen Gebilde beobachtet hat. Er äußert sich auch selbst über die im Kern vorkommenden Körner folgendermaßen: »ces grains . . . ont des volumes très variables depuis celui de fines granulations jusqu'à celui de petits grains ou rarement de petits nucléoles[1]« und sogleich darauf: »on n'aperçoit que le nucléole qui est très rarement double[1]« etc. Ich muss dafür halten, dass er im ersten Falle Nebennucleolen von gewöhnlicher Größe (siehe oben), im letzteren aber solche, die sich dem Hauptnucleolus an Größe nähern, vor sich gehabt hat. Dass er die beiden Fälle als »rarement« und »très rarement« bezeichnet, kann nicht Wunder nehmen, da man ja weiß, dass diese Bildungen keineswegs in allen Eiern konstant vorkommen.

Auch FOL bildet an einer Stelle (83b, Pl. VII, Fig. 4) im Keimbläschen eines Eies einen Körper ab, der etwa als ein Nebennucleolus aufgefasst werden könnte.

Es ist offenbar, dass auch PIZON (93, p. 288 ff.) ähnliche Körper bei mehreren Botrylliden angetroffen hat, und er zeichnet auf Pl. IX, Fig. 89 in dem links abgebildeten Ei einen solchen ab.

Betreffs *Styelopsis grossularia* finde ich in der ausführlichen Arbeit JULIN's (93a) keine Angabe über das Vorkommen solcher Bildungen. Ich will desshalb erwähnen, dass ich außer im obengenannten Falle (p. 211), wo eine Fragmentirung des Hauptnucleolus in einer Anzahl kleiner Nucleolen vorlag, auch, obgleich ziemlich selten, Nebennucleolen in jüngeren und älteren Eiern gefunden habe, wo der Nucleolus unverändert war.

Da der Nebennucleolus, wie wir oben gesehen haben, nicht in den jüngsten Stadien der Eier vorhanden ist, sondern erst später in vereinzelten Eiern erzeugt wird, wirft sich die Frage von selbst auf,

---

[1] Durch gesperrten Satz von mir hervorgehoben.

in welcher Weise er gebildet wird. Um dies zu ermitteln, ist es zweckmäßig, zuerst seine Reaktionen und sonstige damit zusammenhängende Verhältnisse in Betracht zu ziehen.

Im lebenden Zustande erscheint diese Bildung als ein gut begrenzter, meistens sphärischer, lichtbrechender Körper, der dem Hauptnucleolus ähnlich sieht, aber am häufigsten bedeutend kleiner und mitunter von einem etwas blässeren Aussehen ist. Nach Zusatz von destillirtem Wasser quoll ein Nebennucleolus von *Ciona intestinalis*, der vor dem Versuche eine Größe von 8 μ hatte, bis zu 9 μ, wobei sich der Inhalt gleichzeitig etwas körnig zeigte. Und bei Behandlung mit einer gesättigten Lösung von Magnesiumsulfat schien ein anderer, ähnlicher Körper derselben Art sich allmählich aufzulösen und im Kerninhalt zu verschwinden. Man findet folglich hier dieselben Reaktionen wie beim Haupttheil des großen Nucleolus wieder.

Auch bezüglich seines Verhaltens gegen gewisse Farbstoffe zeigt er eine ziemlich große Übereinstimmung mit dem Hauptnucleolus. Gleich letzterem nimmt er bei Einfachfärbung mit Hämatoxylin, Eosin, Safranin oder Gentianaviolett u. a. Farbstoffen ziemlich begierig sämmtliche diese Farbstoffe in sich auf und ist also stark chromatisch, bei einer gelungenen Doppelfärbung mit Hämatoxylin-Eosin aber zeigt er in den allermeisten Fällen eine entschiedene Affinität für Eosin sowie auch für Safranin bei der Doppelfärbung mit diesem und Gentianaviolett. Bisweilen findet man jedoch Fälle, wo die Nebennucleolen sowohl von Hämatoxylin als Eosin sowie auch von Safranin und Gentianaviolett gleich stark gefärbt werden. Bei *Ciona* sowie auch bei *Styela rustica*, welche Formen ich in dieser Beziehung am meisten untersucht habe, finde ich, wenn auch ziemlich selten, Nebennucleolen, die bei den gedachten Doppelfärbungen fast ausschließlich von Hämatoxylin oder Gentianaviolett gefärbt werden. Zu bemerken ist aber, dass bei denselben Individuen und in denselben Präparaten, wo die Eier also einer möglichst gleichartigen Konservirung und Färbung unterworfen gewesen sind, sich besonders in den jüngsten Eiern Hauptnucleolen finden, welche eben so wie die zuletzt beschriebenen Nebennucleolen gefärbt werden.

Es kommt mir daher wahrscheinlich vor, dass sowohl die Haupt- als die Nebennucleolen gewissen Veränderungen unterworfen sein können, die in diesen verschiedenen Färbungsverhältnissen einen Ausdruck finden. Ich will nicht ganz die Möglichkeit bestreiten, dass trotz der größten Sorgfalt vielleicht irgend eine Ungleichmäßigkeit

bei der Färbung stattgefunden hat, die zu dieser Verschiedenheit hat beitragen können, und dieser Fehler braucht nicht besonders groß zu sein, um sich merkbar zu machen, da man weiß, dass sowohl die Haupt- als die Nebennucleolen stark chromatisch sind und alle die angewandten Farbstoffe in sich aufnehmen, obgleich sie für gewisse von ihnen eine stärkere Affinität zeigen. HERTWIG (92, p. 36 ff.) hebt auch mit Recht hervor: »Da indessen das Wesen des Färbungsprocesses selbst uns noch wenig verständlich ist, ist es auf diesem Gebiet zur Zeit nicht möglich, durchgreifende Regeln über die Tingirbarkeit der beiden Kernsubstanzen aufzustellen.«

Es lässt sich auch denken, dass die Nebennucleolen mit solchen Farbenreaktionen in der That ihrer Substanz nach eine nähere Verwandtschaft mit den eben so gefärbten Chromatinkörnchen des Kernnetzes zeigen und etwa lediglich größere oder verschmolzene dergleichen sind, in so fern man nur aus der Übereinstimmung der Färbung einen solchen Schluss ziehen darf.

Sonst muss ich im Allgemeinen für die Nebennucleolen einen Ursprung aus dem Hauptnucleolus annehmen, denn auch direkte Beobachtungen an sowohl lebendem als konservirtem Materiale sprechen hierfür. So habe ich bei *Corella parallelogramma* (siehe Fig. 18, Taf. X) im Keimbläschen eines lebenden Eies eine knospenähnliche Ausbuchtung (*Kn*) am Nucleolus wahrgenommen, die an Größe ungefähr zweien in der unmittelbaren Nachbarschaft des großen Nucleolus liegenden Nebennucleolen (*Nn*) entsprach; außerdem war in demselben Kern auch ein etwas kleinerer Nebennucleolus vorhanden. Auch in dem oben (p. 211) erwähnten Falle, wo sich 12 Nebennucleolen in einem lebenden Keimbläschen von *Corella* fanden, zeigte der Hauptnucleolus an zwei verschiedenen Stellen knospenähnliche Ausbuchtungen. Eine wirkliche Abschnürung und Lostrennung dieser Knospen von dem großen Nucleolus habe ich jedoch nicht beobachten können, allein man kann, wie schon früher hervorgehoben wurde, die Eier nur eine ganz kleine Weile, nachdem sie dem Mutterindividuum entnommen worden sind, am Leben erhalten, und es lässt sich ja wohl denken, dass in den beobachteten Fällen der genannte Process während dieser kurzen Zeit nicht hat vor sich gehen können, bevor die vitalen Erscheinungen aufhörten, denn es ist ja möglich, dass die Abschnürung nur ganz langsam verläuft. Auch an konservirtem Materiale habe ich mitunter und zwar vorzugsweise bei der Gattung *Ciona* gefunden, dass der große Nucleolus

eine unregelmäßige Form hatte und mit knospenähnlichen Ausbuchtungen versehen war (siehe Fig. 19, 20 u. 21, Taf. X).

Es wäre zwar denkbar, dass man es in diesen Fällen mit amöbenartigen Veränderungen zu thun hätte, wie sie EIMER (75, p. 325 ff.) u. A. im Keimflecke der Fische und anderer Thiere konstatirt haben, auf der anderen Seite aber liegen Beobachtungen auch von AUERBACH (91, p. 722), LEYDIG (88, p. 379) u. A. vor, welche darthun, dass bei einer Menge von Thieren neue Nucleolen in dieser Weise aus älteren entstehen können. Häufig trifft man Nebennucleolen, die dicht neben dem großen Nucleolus liegen und auf der demselben zugewandten Seite etwas abgeplattet sind. Auch scheint mir von vorn herein die Annahme natürlicher zu sein, dass die Nebennucleolen aus einem schon vorhandenen, ihnen ähnlichen Körper stammen, als dass sie im Kern neu gebildet würden.

Die Lage der Nebennucleolen ist sehr wechselnd, indem sie alle möglichen Lagen einnehmen können, und zwar z. B. von einer dicht neben dem Nucleolus an bis zu einer unmittelbar innerhalb der Kernmembran, gegen welche sie bisweilen, wie ich an lebendem Materiale habe konstatiren können, abgeplattet sein können. Auf Schnittpräparaten erscheinen sie nicht selten unmittelbar an der Kernmembran linsenförmig abgeplattet, was man wahrscheinlich der Einwirkung der Reagentien zuschreiben muss, denn gewöhnlich kommen diese Gebilde nur auf einzelnen Präparaten vor, und in lebenden Eiern habe ich so etwas niemals beobachtet.

Die intravitellinen Körper.

Allein nicht nur im Keimbläschen selbst findet man Chromatinkörper neben dem großen Nucleolus, sondern auch im Plasma des Eies beobachtet man häufig solche. Sie kommen aber nicht in allen Entwicklungsstadien des Eies vor. So z. B. habe ich sie niemals in den jüngsten, im Keimepithel eingeschlossenen Eiern angetroffen, welche schon von zerstreuten Follikelzellen umgeben sind. Sie sind auch nicht in den älteren Eiern vorhanden, wo die eigentliche Dotterbildung stattgefunden hat. In einer Periode der Entwicklung der Eier, welche zwischen die zwei erwähnten Stadien fällt, ist es also, wo man, obgleich keineswegs konstant, ihr Vorhandensein im Protoplasma des Eies nachweisen kann.

Bei keiner anderen Art kommen sie so zahlreich vor wie bei *Ciona*, wo sie während der oben angegebenen Periode in einer sehr

großen Anzahl von Eiern zu finden sind. Bei den meisten übrigen sind sie ziemlich spärlich.

Bei *Clavelina lepadiformis* ist es mir trotz eifrigen Suchens niemals gelungen, das Vorhandensein solcher Körper im Dotter eben so wenig wie Nebennucleolen im Keimbläschen zu konstatiren. In dieser Hinsicht bestätigt sich also van Beneden et Julin's (87, p. 354) Angabe über *Clavelina Rissoana*: »on n'y« (dans le vitellus) »voit aucun élément formé, aucun corpuscule chromophile« etc. Um so viel mehr überraschend kommt mir Seeliger's (82, p. 367) Angabe über das Vorhandensein »einzelner gröberer Körnchen« im Dotter von *Cl. lepadiformis* vor, welche nach ihm aus »Nucleuskörnchen« angrenzender Mesodermzellen oder vielleicht aus dem Keimbläschen des eigenen Eies stammen. Nach seinen Abbildungen derselben (82, Taf. I, Fig. 2 u. 3) zu urtheilen, scheinen sie vielmehr mit den durch Hämatoxylin sich färbenden Protoplasmakörnern übereinzustimmen, die in einem frühen Stadium in der Eizelle entstehen (siehe oben p. 203).

Eben so wenig habe ich diese Bildungen bei *Corella parallelogramma* finden können, allein ich will die Möglichkeit ihres Vorhandenseins nicht bestreiten, denn theils wegen ihrer geringen Größe, theils wegen ihrer mit der des Protoplasmas nahe übereinstimmenden Färbung, können sie leicht der Aufmerksamkeit entgehen.

Es verdient besonders betont zu werden, dass ich einmal in einem Ei von *Styelopsis grossularia* zwei solche Körper angetroffen habe. In seiner oben mehrmals citirten Arbeit (93a) erwähnt Julin nirgends ihres Vorkommens bei dieser Form.

Was ihre Anzahl im Übrigen betrifft, so kommen sie in denjenigen Eiern, wo sie überhaupt zu finden sind, am häufigsten nur in der Einzahl vor (siehe Fig. 12 *J.k*, Taf. X). Namentlich bei *Ciona* wird jedoch diese Anzahl nicht selten überschritten, so dass man hier im Dotter recht oft deren zwei, drei oder noch mehr zerstreut oder näher an einander gerückt antrifft.

Bei dieser Gattung erreichen sie auch ihre höchste Ausbildung und Größe. So können sie hier mitunter eine Länge erreichen, die dem Diameter des Keimbläschens nahekommt, zumeist aber sind sie dann ganz schmal. Der Form nach sind sie sonst sowohl bei *Ciona* wie vor Allem bei den übrigen Formen gewöhnlich sphärisch und in der Größe sowie in dem Aussehen im Übrigen den Nebennucleolen ähnlich; bei der erstgenannten Gattung können sie aber fast alle möglichen Formen annehmen. So können sie z. B. ellipsoidisch

wurstähnlich mit oder ohne Einschnürungen an verschiedenen Stellen ihrer Länge, hufeisenförmig oder mitunter sogar fast ringförmig sein.

Ohne allen Zweifel sind es diese intravitellinen Körper, die SABATIER (84, p. 432 ff., Pl. XXII u. XXIII) bei *Ciona intestinalis* beschrieben und abgebildet hat und die seiner Ansicht nach Ausgangspunkte für die Bildung der Follikelzellen des Eies sind. Auch die helle Zone (SABATIER, 84, p. 433 ff.) um diese Körper finde ich oft, aber nicht immer (vgl. ROULE, 84, p. 162 ff.). Auch SABATIER scheint dieselbe nicht immer angetroffen zu haben (vgl. 84, Pl. XXII, Fig. 7, 11, 12 etc.).

Dagegen habe ich sogar mit den stärksten Vergrößerungen die radiären Strahlen der Zone, welche von der im Centrum liegenden Masse ausgehen würden, nicht nachweisen können. Ich möchte es indessen wie der citirte Verfasser für höchst wahrscheinlich halten, dass die größeren, oft unregelmäßig geformten intravitellinen Körper durch eine Verschmelzung kleinerer entstehen, denn häufig findet man eine Menge kleiner Körper in der Nähe eines größeren oder mehrere gleich große dicht neben einander. Das entgegengesetzte Extrem, dass nämlich die kleinen Körper durch eine Fragmentirung der größeren entständen, lässt sich freilich denken, es spricht aber, so viel ich finde, kein Grund dafür.

Auch ist es offenbar, dass FOL bei *Ciona* und anderen Formen diese Gebilde, welche von ihm gleichfalls als in Entstehung begriffene Follikelzellen gedeutet worden, vor sich gehabt hat.

ROULE hat sie bei *Ciona* ebenfalls gefunden und ihnen die Aufgabe, sowohl Follikel- als Testazellen zu bilden, beigelegt. Es ist sehr erklärlich, dass eben diese Verfasser die betreffenden Bildungen aufgefunden haben, da sie ausschließlich oder doch vorzugsweise *Ciona*, wo diese Körper am zahlreichsten und am besten ausgebildet vorkommen, zum Gegenstand ihrer Untersuchungen gemacht haben.

PIZON (93, p. 288 ff., Pl. IX, Fig. 89 u. 90 *r*) hat auch ihr Vorhandensein bei gewissen Botrylliden konstatirt, wo er dieselben als in Entwicklung begriffene Testazellen gedeutet hat.

Andere Verfasser (etwa SEELIGER ausgenommen — siehe p. 216), welche sich mit der Ovogenese und der Bildung der Follikelzellen der Ascidien beschäftigt und zur Untersuchung vorzugsweise *Clavelina* oder andere Formen, wo diese Körper entweder fehlen oder ganz spärlich sind, benutzt haben, scheinen dieselben nicht beobachtet zu haben.

In den bei Weitem meisten Fällen haben die Körper ihre Lage

unmittelbar neben dem Keimbläschen und schließen sich häufig, besonders bei *Ciona*, an die äußere Kernperipherie an, so dass sie gleichsam eine lokale Verdickung auf der äußeren Seite der Kernmembran bilden. Mitunter stellen sie bei dieser Gattung eine Zone rings um den Kern dar, sind aber solchenfalls in eine Menge größerer oder kleinerer Körner vertheilt, die den eigentlichen, an derselben Stelle auftretenden Dotterkugeln sehr ähneln, allein sie unterscheiden sich von letzteren dadurch, dass sie nach der Behandlung mit FLEMMING's Gemisch sich gewöhnlich durch Gentianaviolett färben, während die Dotterkugeln bei dieser Form sich allen Farbstoffen gegenüber als fast unempfänglich erweisen. Sie können doch auch andere Lagen einnehmen, indem sie sich näher zur Peripherie des Eies als zur Kernmembran befinden oder sogar dicht innerhalb jener liegen, was jedoch seltener der Fall ist.

In ihren Färbungsverhältnissen und übrigen Reaktionen zeigen die intravitellinen Körper eine ziemlich große Übereinstimmung mit den Nebennucleolen. So quoll bei *Ciona intestinalis* nach Zusatz einer gesättigten Lösung von Magnesiumsulfat ein solcher Körper anfänglich, schien aber später gänzlich zu verschwinden oder sich aufzulösen. Bei Einfachfärbung mit verschiedenen Farbstoffen lassen sich diese Körper im Allgemeinen durch jeden einzelnen stark färben, bei Doppelfärbung aber verhalten sie sich gegen die verschiedenen Stoffe verschieden. Wie FLEMMING (89, p. 14) nachgewiesen hat, lassen sich dieselben bei *Ciona canina* durch Doppelfärbung mit Safranin-Gentiana violett darstellen. Eben so verhält es sich mit der so nahestehenden *Ciona intestinalis.* Bei Doppelfärbung mit Hämatoxylin-Eosin färben sie sich bei dieser Gattung durch Hämatoxylin blau.

Ich will indessen darauf aufmerksam machen, dass man bei *Ciona* recht oft und zwar besonders an der Dotterperipherie deutlich begrenzte, an Form und Größe variirende Körper antrifft, die von Safranin und Eosin bei den obenerwähnten Doppelfärbungen fast eben so intensiv wie der Hauptnucleolus des Keimbläschens gefärbt werden. Bisweilen zeigt indessen auch der zunächst umgebende Theil des Dotters dieselbe Färbung. Dass eine Verwechselung mit dem Nucleolus der Follikelkerne oder den degenerirten Follikelkernen selbst in diesem Falle nicht stattgefunden hat, geht daraus hervor, dass die betreffenden Körper ihrer Größe nach sehr oft nicht nur die Kerne der Follikelzellen, sondern auch sogar das ganze Volumen dieser Zellen übertreffen. Auch ist es nicht wahrscheinlich, dass die er-

wähnten Bildungen eine besonders differenzirte Partie des Protoplasmas selbst ausmachen, weil letzteres in den Stadien, wo dieselben vorkommen, eine entschiedene Neigung zu den blauen oder violetten Farbstoffen, Hämatoxylin und Gentianaviolett, zeigen. Aus diesem Grunde muss ich annehmen, dass auch diese letztbeschriebenen Bildungen eine Art intravitelliner Körper sind, allein ob sie ihrer Natur nach von den früher beschriebenen wesentlich verschieden sind, lasse ich dahin gestellt sein. Es ist ja möglich, dass die Chromatinkörper des Dotters gleich den Haupt- und Nebennucleolen des Keimbläschens etwa gewissen Modifikationen unterworfen sind, die sich auf diese Weise kund geben, denn dass eine Ungleichmäßigkeit bei der Färbung stattgefunden hätte, ist kaum möglich, da man diese zweierlei ungleichgefärbten Körper nicht selten in einem und demselben Ei antrifft.

Bei den meisten übrigen von mir untersuchten Formen finde ich die intravitellinen Körper mehr oder weniger stark eosinophil, wie z. B. bei *Ascidiella venosa*, wo sie sich durch Eosin sowie durch Safranin[1] bei Doppelfärbungen stark färben. Mitunter zeigen sie jedoch einige Neigung, das Hämatoxylin resp. Gentianaviolett in gleich hohem Grade in sich aufzunehmen, allein so stark ausgeprägte Farbendifferenzen wie bei *Ciona* habe ich zwischen den betreffenden Bildungen bei einer und derselben Art niemals angetroffen. Vielleicht lassen sich diese Verschiedenheiten aus irgend einer Ungleichmäßigkeit bei der Färbung erklären.

Auch in diesem Falle muss man sich nothwendig wie betreffs der Nebennucleolen fragen, woher diese intravitellinen Körper stammen und welche Bedeutung ihnen zukommt, da sie nicht von Anfang an in den jungen Eiern vorhanden und auch nicht in den ältesten zu finden sind. Was die erstere Frage betrifft, sehe ich mich genöthigt, im Anschluss an Roule (84, p. 162) anzunehmen, dass sie von Nebennucleolen herrühren, die aus dem Kern des Eies in den Dotter hinausgewandert sind. Nicht nur wegen ihrer allgemeinen Übereinstimmungen mit den Nebennucleolen, sondern auch auf Grund direkter Beobachtungen, die ich freilich nicht an lebendem, aber jedenfalls an vollkommen befriedigend konservirtem Materiale gemacht habe, muss ich sie auf einen solchen Ursprung zurückführen.

---

[1] Bei einigen Arten, wo diese Körper spärlicher vorkommen, ist es mir nicht gelungen, ihr Vorhandensein an den wenigen mit Flemming's Gemisch behandelten Präparaten nachzuweisen, wesshalb ich selbstverständlich ihre Farbenreaktionen dem Safranin-Gentiana gegenüber nicht angeben kann; bei Hämatoxylin-Eosinfärbung zeigen sie sich als eosinophil.

Pizon (93, p. 289) sagt von diesen Körpern bei den Botrylliden: »j'ai vu des corpuscules de chromatine à l'intérieur et à l'extérieur de la paroi nucléaire; mais malheureusement, il n'est pas démontré que ce sont la les positions successives d'un mème corpuscule chromatique; les stades intermédiaires manquent pour formuler une telle conclusion«. Wenn der Verfasser unter diesen »stades intermédiaires« diejenigen Stadien versteht, wo die Chromatinkörper eben in der Wanderung durch die Kernmembran hinaus begriffen sind, so muss ich dafürhalten, dass ich dieses Stadium angetroffen habe, denn namentlich bei *Ciona*, aber auch bei anderen Formen, z. B. bei *Ascidiella venosa*, finde ich nicht selten Chromatinkörper, die in der That in der Kernmembran selbst liegen und außerdem mit einem Theil ihrer Substanz in den Dotter hinausragen, während ein anderer Theil sich noch innerhalb der Begrenzung der Membran, also im Kernraum selbst befindet.

Auf Fig. 22, Taf. X, die den Kern eines jüngeren Eies von *Ciona intestinalis* darstellt, sieht man untenan innerhalb der Kernmembran einen ziemlich kleinen Nebennucleolus (*Nn*); rechts in der Kernmembran selbst und zwar zum Theil innerhalb, zum Theil außerhalb derselben liegt noch ein Chromatinkörper (*Ck*), der gleich groß wie der Nebennucleolus ist, und links unten befindet sich auch ein dem Nebennucleolus an Größe gleicher Körper (*Ik*) außerhalb der Membran, also im Dotter, obgleich dieser Körper noch die Außenseite der Kernmembran an einer Stelle berührt. Es scheint mir kaum eine andere Deutung dieses Verhältnisses möglich, als dass es sich hier zwar nicht um »les positions successives d'un même corpuscule chromatique« (Pizon), wohl aber um die verschiedenen Stadien der Wanderung dreier verschiedener Chromatinkörper handelt, welche aus dem Inneren des Kerns durch die Kernmembran in den Dotter austreten.

Dass es mir nicht gelungen ist, die Auswanderung eines und desselben Körpers an lebendem Material zu verfolgen, erklärt sich leicht aus der oben angedeuteten Schwierigkeit, die frischen Eier eine längere Zeit am Leben zu erhalten; unter solchen Umständen wird es nur durch die wechselnde Lage der verschiedenen Chromatinkörper möglich, sich eine exakte Vorstellung von dem Verhalten jedes solchen Körpers in der genannten Beziehung zu machen. Es ist ja übrigens diese Methode, welcher man bei einer entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung allgemein folgt.

Bei mehreren anderen Gelegenheiten habe ich sowohl bei *Ciona*

intestinalis als auch bei *C. canina* solche Chromatinkörper in Wanderung durch die Kernmembran hinaus gefunden. Fig. 23 u. Fig. 24, Taf. X stellen zwei solche Fälle bei *Ascidiella venosa* dar. Die fraglichen Körper sind hier, wie es häufig auch bei *Ciona* der Fall ist, von einer unregelmäßigeren Form.

Recht oft trifft man Nebennucleolen, die auf artificiellem Wege entweder durch die mechanische Einwirkung des Mikrotommessers bei dem Herstellen von Schnitten oder bei der nachfolgenden Behandlung aus ihrer ursprünglichen Lage im Kern nach einer Stelle des Schnittes versetzt sind, die unmittelbar über oder unter einem Theile der Kernmembran liegt, wesshalb es bei einem flüchtigen Blick den Anschein hat, als lägen sie an der Membran selbst. Dass es sich aber in den vorher besprochenen Fällen nicht so verhielt, davon konnte ich mich überzeugen, indem ich bei starker Vergrößerung die Mikrometerschraube hob oder senkte, wodurch ich leicht als sicher feststellen konnte, dass die obengedachten Körper sich wirklich innerhalb der Dicke des Schnittes in der hier oben beschriebenen Lage befanden. Durch dasselbe Verfahren lässt es sich auch entscheiden, dass die letztgenannten, künstlich versetzten Körper über oder unter dem Niveau des Schnittes selbst liegen.

Es ist offenbar, dass Fol (83 b, p. 125) bei *Ciona intestinalis* gerade dieses Stadium beobachtet hat, welches von ihm als »un petit épaississement, strictement localisé, de la couche enveloppante, formée de substance chromatique, qui constitue la paroi de cette vésicule« (= la vésicule germinative) beschrieben wird und nach seiner Ansicht »le premier indice de formation d'une cellule folliculaire aux dépens de la vésicule germinative« ausmacht. Sein Verdienst ist es auch, eine solche Auswanderung von Chromatinelementen aus dem Kern in das Protoplasma hinaus zuerst (1877) nachgewiesen zu haben, eine Erscheinung, die in der jüngsten Zeit so häufig in anderen Fällen nachgewiesen worden ist.

Roule (84, p. 162) giebt an, dass bei der Auswanderung von »nucléoles secondaires« aus dem Keimbläschen die Grenzen der Kernwand »assez confuses« seien; er liefert indess keine Zeichnung des Processes selbst bei dieser Gelegenheit.

Weismann und Ishikawa (89, p. 177) geben ebenfalls an, dass zur Zeit der Chromatinauswanderung bei *Moina paradoxa* »die Membran des Keimbläschens an der Stelle des Austritts unsichtbar oder doch undeutlich ist«.

Betreffs dieser Angaben will ich darauf aufmerksam machen,

dass ich die Kernmembran in ähnlichen Fällen an allen Seiten rings um den Chromatinkörper, welcher häufig so zu sagen direkt in dieselbe überzugehen scheint (siehe Fig. 24, Taf. X), deutlich und scharf begrenzt gefunden habe. Auch habe ich nicht, wie Leydig (88, p. 318, Taf. XIII, Fig. 58) betreffs der Chromatinauswanderung im *Geophilus*-Ei und van Bambeke (93, p. 98) in ähnlichen Fällen bei *Scorpaena scrofa*, konstatiren können, dass der Austritt der Nucleolen aus dem Kern vermittels einer Ausströmung ihrer Substanz durch feine, an dessen Membran auftretende Poren stattfände. Eben so wenig scheinen mir die Verhältnisse für einen Transport des Chromatins in aufgelöstem Zustande durch die Kernwand zu sprechen, was Meves (94, p. 158) bei dem ähnlichen Processe in den Spermatogonien von *Salamandra maculosa* für das Wahrscheinlichste hält.

Auf Grund meiner eigenen Beobachtungen neige ich mich vielmehr zu der Annahme, dass die Nebennucleolen bei ihrer Auswanderung sich auf eine mehr direkte Weise durch die Kernmembran hindurchdrängen und zwar vielleicht durch eine, an dieser nur vorläufig gebildete, große Pore, wobei sie bisweilen größeren oder geringeren Formveränderungen unterworfen sind.

Auch habe ich die Kernmembran niemals eine Ausbuchtung oder »extroflexion« (Fol) um den auswandernden Körper machen sehen, so dass der Verlauf als eine Art von Knospung oder Amitose, wie sie v. Davidoff bei *Distaplia* hat finden wollen, zu betrachten wäre. Mitunter hat es den Anschein, als ob ein ausgewanderter Chromatinkörper sammt seiner umgebenden hellen Zone mit dem Kerninhalt zusammenhinge, eine nähere Untersuchung aber zeigt, dass die Kernmembran nach derjenigen Seite hin, wo sich der Körper und seine Zone befinden, auf künstlichem Wege zerstört oder aus ihrer Lage gebracht worden ist, die unverletzte Membran aber setzt sich, wie ich gefunden habe, niemals um die helle Zone fort.

In dem obenerwähnten Falle (p. 220, Fig. 22, Taf. X), wo ein Chromatinkörper unmittelbar innerhalb der Kernmembran, ein zweiter in der Kernmembran selbst und ein dritter unmittelbar an ihrer Außenseite lagen und wo das Präparat ursprünglich mit Hermann's Gemisch behandelt war, waren die verschiedenen Nucleolen durch das Osmium leider so stark geschwärzt, dass sie sich für die Färbung mit Safranin und Gentianaviolett als vollkommen unempfänglich erwiesen, wesshalb ihr Verhalten gegen diese Farbstoffe sich nicht ermitteln ließ. Bei anderen Gelegenheiten habe ich gefunden, dass bei der Gattung *Ciona* die in der Kernmembran selbst liegenden

Körper, wie die im Dotter desselben Eies häufig ganz nahe dem Keimbläschen befindlichen, bei Doppelfärbungen sich durch Gentianaviolett oder Hämatoxylin färben. Dagegen habe ich bei dieser Gattung keine in dieser Lage befindlichen Körper gefunden, welche sich solchenfalls durch Safranin oder Eosin färben ließen, ich will die Möglichkeit ihres Vorkommens jedoch nicht ganz leugnen, da ich nicht weiß, wie man das Vorhandensein der obengenannten (siehe p. 218), auf diese Weise sich färbenden intravitellinen Körper, die häufig eine peripherische Lage im Dotter einnehmen, sonst erklären soll, in so fern man sie nicht als durch eine Umwandlung der anderen, »cyanophilen« (Auerbach, 91) entstanden betrachten will.

Bei *Ascidiella venosa* wiederum finde ich nur durch Safranin oder Eosin sich färbende Körper in der Kernmembran, wie ich denn auch in dem Dotter dieser Form ausschließlich sich ähnlich tingirende intravitelline Körper angetroffen habe.

Bemerkenswerth ist, insbesondere bei *Ciona*, die geringe Größe der betreffenden Bildungen im Vergleiche zu den größeren, im Dotter befindlichen Körpern, welche jene an Volumen häufig sehr bedeutend übertreffen. Es ist dies jedoch nicht immer der Fall, denn recht oft findet man solche außerhalb des Kerns liegenden Körper, die ihrer Größe nach mit den im Kern eingeschlossenen oder im Austreten aus demselben begriffenen Nebennucleolen völlig übereinstimmen. Wie schon früher hervorgehoben wurde (p. 217), ist es sehr plausibel, dass diese größeren Körper durch das Verschmelzen einer Anzahl kleinerer entstehen.

Wie aus dem Obigen deutlich hervorgehen dürfte, dass es gerade die in Rede stehenden Körper sind, welche Fol, Sabatier, Roule und Pizon bei der Schilderung der Entstehung der Follikel- oder Testazellen bei den Ascidien vor sich gehabt haben, so ist es meiner Ansicht nach eben so offenbar, dass dieselben mit der Bildung dieser Zellen nichts zu thun haben können. Bei der Kenntnis, welche wir von dem Kern und der Zelle im Allgemeinen haben, lässt es sich, wie es mir scheint, überhaupt nur äußerst schwer denken, dass ein neuer Kern aus einem kompakten Chromatinkörper, der, wie wir gesehen haben, von einem im Inneren des Kerns liegenden Nucleolus herrührt, erzeugt würde. Auch scheinen die erwähnten Verfasser in ihren Versuchen, den Übergang dieses festen Chromatinkörpers in einen Kern zu erklären, nicht glücklich gewesen zu sein (vgl. p. 168 ff.). Was indessen gegen eine solche Entstehungsweise der Follikelzellen entschieden spricht, ist der Umstand, dass diese Zellen sammt ihren

Kernen, wie oben nachgewiesen wurde, bereits im Keimepithel, also lange bevor die intravitellinen Körper im Dotter auftreten, vorhanden sind. Durch dieses Verhältnis wird ja die Möglichkeit ihrer Herleitung aus diesen Körpern ausgeschlossen, in so fern man nicht annehmen will, dass die nach dieser Zeit gebildeten Follikelkerne durch dieselben entstehen sollten, eine Annahme, die wohl durch ihre eigene äußerst geringe Wahrscheinlichkeit hinfällig wird. Gegen dieselbe spricht auch die Thatsache, dass VAN BENEDEN et JULIN (87, p. 355 und JULIN, 93 a, p. 122) u. A. eine Vermehrung der Follikelzellen durch Mitose gefunden haben. Dass diese im Dotter eingeschlossenen Elemente auch nicht zur Bildung der Testazellen dienen können, werde ich in der Folge nachzuweisen suchen.

Hier bewährt sich also die auf theoretische Gründe, aber nicht durch eigene Beobachtungen gestützte Annahme von KORSCHELT und HEIDER (93, p. 1269): »Dass thatsächlich an dem Keimbläschen des jungen Ascidieneies eine Abschnürung von Chromatinelementen vorkommt, scheint sichergestellt, doch möchten wir uns der Ansicht zuneigen, dass dieser Process weder mit der Entstehung der Follikelzellen noch mit der der Testazellen etwas zu thun hat.«

Welche Aufgabe haben denn diese Körper, wenn sie wirklich nicht zur Bildung der Follikelzellen des Eies beitragen? Diese Frage ist äußerst schwer zu beantworten.

FLEMMING (89, p. 14) sagt über die fraglichen Bildungen bei *Ascidia* (= *Ciona*) *canina*: »Man wird wohl auch daran zu denken haben, ob man es nicht mit Dotterkernen[1] oder mit Nebenkerngebilden[1] zu thun hat.« Diese Vermuthung finde ich, besonders was die Gattung *Ciona* betrifft, höchst plausibel. Es kommt mir nicht überraschend vor, dass wir auch innerhalb des Kreises der Tunicaten dasselbe Gebilde (»den Dotterkern« oder »den Nebenkern«) finden, welches in der jüngsten Zeit, obgleich unter wechselnden Formen und von verschiedener Beschaffenheit, in den meisten Gruppen des Thierreichs angetroffen worden ist, und zwar u. A. auch bei den mit den Tunicaten nahe verwandten Wirbelthieren. Bei letzteren habe ich selber dessen Vorhandensein und Ähnlichkeit mit demjenigen der Ascidien konstatiren können. Dagegen wage ich nicht mit Sicherheit die zum Theil andersartigen kleinen Chromatinkörper im Dotter der meisten übrigen von mir untersuchten Formen unter denselben

[1] Durch gesperrten Satz von mir hervorgehoben. (»Dotterkern«, siehe CARUS, 50, p. 101.)

Namen zu bringen. Es lässt sich denken, dass man es in letzterem Falle mit einer einfachen Chromatinelimination aus dem Kern zu thun hat, die bei einer Menge Eizellen innerhalb verschiedener Thiergruppen bekannt ist, aber mit der Bildung eines Dotterkerns oder Nebenkerns in keinem näheren Zusammenhange zu stehen scheint, denn eine solche, demjenigen der *Ciona* ähnliche Bildung habe ich, wie vorher erwähnt wurde, bei diesen Arten nicht beobachtet.

FLEMMING (92b, p. 69) hat ferner die Ansicht ausgesprochen, dass diese in den Ovarialeiern befindlichen Dotterkerne nichts als Sphären (= Attraktionssphären) sind, und bei der erweiterten Kenntnis, die man durch zahlreiche Arbeiten insbesondere in der letzten Zeit von diesen Bildungen erhalten hat, scheint diese Annahme völlig berechtigt, zumal wenn man ihre bei *Ciona* gewöhnliche Zusammensetzung aus einem centralen Körper (»die Markzone«) und einer helleren, peripherischen Zone (»die Rindenzone« der Verfasser) in Betracht zieht. Dafür spricht auch SABATIER's Beobachtung (siehe oben p. 169) einer radiären Anordnung um den centralen Körper als ein Beweis für die Attraktion, welche letzterer auf seine Umgebung ausübt[1].

In diesem Zusammenhange will ich erwähnen, dass ich einmal an einem älteren Ovarialei einer *Molgula*-Art eine deutliche Attraktionssphäre wahrgenommen habe, die aus einem kleinen Centralkörper und deutlichen und ansehnlichen, im Protoplasma radiär verlaufenden Strahlen (s. Fig. 25, Taf. X) bestand. Im Ei ließ sich leider kein Keimbläschen entdecken, weil derjenige Schnitt, auf welchem sich dasselbe befinden sollte, beschädigt worden war, ich glaube aber aus der Beschaffenheit des Dotters schließen zu können, dass ein fast reifes Ei vorlag. Man könnte in diesem Falle an einen Richtungskörper mit dessen Centrosom und achromatischer Strahlensubstanz denken, bei einer näheren Untersuchung aber erweist sich diese Erklärungsweise als unhaltbar, denn irgend welche Chromosomen, zu dem supponirten Richtungskörper gehörend, waren in dem genannten Falle gar nicht vorhanden. Und BOVERI (90, p. 23 ff., Fig. 31 u. 32) hat für *Ascidia mentula* nachgewiesen, dass der aus neun Chromosomen gebildete Richtungskörper einer Polstrahlung gänzlich entbehrt.

---

[1] Es scheint allerdings eigenthümlich, dass bei der Bildung der Richtungskörper, wie wir sogleich sehen werden, keine Sphäre zum Vorschein kommt, dieser Umstand lässt sich aber dadurch erklären, dass die Bildung auf diesem Zeitpunkt schon degenerirt und verschwunden ist.

Dieselbe Beobachtung habe auch ich, sowohl was die Zahl der Chromosomen, als auch die Abwesenheit der Strahlung betrifft, bei einer anderen Art, *Ascidiella patula*, in einem reifen Ei machen können. Und während meines Aufenthaltes in Kiel hatte Prof. FLEMMING die Güte, mir einen solchen Fall bei *Ciona canina* zu demonstriren, wo der Richtungskörper einer Attraktionssphäre ebenfalls entbehrte. JULIN (93a, p. 135) äußert sich auch über dieselbe Sache bei *Styelopsis grossularia*, wo er in dem ersten Richtungskörper nur vier, in dem zweiten zwei Chromosomen gefunden, folgendermaßen: »Je n'ai pu constater la moindre trace de centrosome ni de radiations protoplasmiques.« So viel ich sehe, bleibt also nur übrig, die betreffende Sphäre als eine Bildung sui generis ohne irgend welchen Zusammenhang mit den Richtungskörpern zu betrachten. Es fragt sich aber solchenfalls, ob man dieselbe z. B. den großen »Dotterkernen« bei *Ciona* oder einem umgewandelten Stadium eines solchen Körpers gleichstellen kann. Es scheint mir doch sehr gewagt zu sein, aus diesem vereinzelten Falle, wo kein Vergleichungsmaterial vorhanden, einen solchen Schluss zu ziehen. Es muss dies durch künftige Untersuchungen aufgeklärt werden. — Dass es sich wirklich um eine Sphäre handelt, dürfte indessen nicht zu leugnen sein.

Dieser Deutung des Dotterkerns der Ascidien als Sphäre oder als Theil einer solchen entspricht auch sein nucleärer Ursprung; immer mehr Verfasser, HERTWIG (92, p. 48), BALBIANI (93, p. 173 ff.), BRAUER (93, p. 197 ff.), HENNEGUY (93, p. 35), JULIN (93b, p. 315) u. A., haben nämlich der Sphäre in der letzten Zeit eine solche Herkunft zuschreiben wollen.

Allein auch unter der Annahme, dass wir es bei den Ascidien in der That mit Dotterkernen oder Sphären zu thun haben, so ist ihre wirkliche Funktion innerhalb der Zelle damit doch nicht nachgewiesen, denn noch immer hat man sehr unklare Vorstellungen von der Bedeutung des Dotterkerns, wesshalb er die Benennung »le corps énigmatique« oder »le corps de signification inconnue« wohl verdient.

Ohne mich auf die reiche, über diesen Gegenstand erschienene Litteratur näher einzulassen, für welche ich auf die ausführliche, von HENNEGUY (93, p. 2 ff.) und MEVES (94, p. 139 ff.) u. A. gelieferte Darstellung derselben verweise, kann ich doch nicht umhin, in nächstem Anschluss an die Darstellung HENNEGUY's (93, p. 23 ff.) und VAN BAMBEKE's (93, p. 115 ff.) eine kurze Übersicht der wichtigsten Meinungen zu geben, welche über die Bedeutung des Dotterkerns oder

der aus dem Keimbläschen eliminirten Chromatinelemente ausgesprochen sind.

Wie FOL, ROULE und SABATIER betreffs der Ascidien, nehmen auch BALBIANI (83, p. 677 ff.) für die Myriapoden und WILL (84, p. 290, 85, p. 321 ff., 86, p. 337 ff.) bezüglich der Insekten an, dass die aus dem Keimbläschen eliminirten Chromatinelemente zur Bildung der Follikelzellen des Eies beitragen.

Nach CARUS (50, p. 102) u. A. würde der Dotterkern bei der Erzeugung des Bildungsdotters des Eies der Ausgangspunkt sein, wesshalb MILNE-EDWARDS (67) dem betreffenden Gebilde den Namen »vésicule embryogène« gegeben hat.

Von der Bedeutung des Dotterkerns hat zuerst VON WITTICH (45) (der erste Entdecker desselben) eine entgegengesetzte Auffassung vorgetragen, der nachträglich recht viele Forscher beigetreten sind, welche meinen, dass der Dotterkern lediglich eine Anhäufung von Reservematerial sei, das bei dem ferneren Wachsthum des Eies resorbirt und assimilirt werde, ohne jedoch bei der Entstehung des Embryos irgend welche Rolle zu spielen. Ja, bisweilen (siehe BALBIANI, 93, p. 150) hat man sogar beobachten können, dass der Dotterkern persistirt, auch nachdem der Embryo fertig gebildet ist. — Vielleicht hat das Gebilde eben auf Grund dieser Theorie oder etwa auch wegen seiner Lage im Dotter den Namen »noyau vitellin, corps vitellin« oder »corps vitellin de Balbiani« bekommen.

WEISMANN und ISHIKAWA (89, p. 182 ff.) sind der Ansicht, dass in den Wintereiern der Daphniden die in Rede stehenden Elemente in einen »Paranucleus« umgewandelt werden und dass sich dieser zum Kern der »Kopulationszelle« entwickelt, welche sodann nach der eigentlichen Befruchtung eine neue solche, die sog. »Parakopulation« ausführt.

LEYDIG (88, p. 397) neigt sich der Annahme zu, dass die Dotterkerne bei einem Theil der Arthropoden die Blastodermkerne erzeugen.

REIN (83, p. 256) stellt die Vermuthung auf, dass der Dotterkern nichts als der nachträglich auftretende »Eikern« sei.

HENNEGUY (93, p. 33 ff.) hat eine geniale Theorie über die Bedeutung des Dotterkerns im Ei aufgestellt. Wenn man, meint er, wie die Mehrzahl der Embryologen das Ei als das Protozoenstadium der Metazoen repräsentirend betrachten darf, so steht es zu vermuthen, dass man in demselben Homologien für die zwei verschiedenen, bei den Ciliaten vorkommenden Arten von Kernen, nämlich den Makronucleus (= Nahrungskern) einerseits und den Mikro-

nucleus (=Geschlechtskern) andererseits antreffen wird. Seiner Ansicht nach ist nun »le corps vitellin« ein im Ei befindliches atavistisches Organ, das sammt den Nucleoluselementen des Keimbläschens dem Makronucleus der Infusorien entspricht, während der Mikronucleus dem die Befruchtungsvorrichtungen allein ausführenden Chromatinnetz des Keimbläschens homolog ist.

Julin (93b, p. 313) schließlich hat diese Theorie einigermaßen modificirt. Gestützt auf seine Beobachtungen über die Ovogenese und die Spermatogenese bei *Styelopsis grossularia*, stellt er folgende Theorie auf: der Nucleolus der Geschlechtselemente verhält sich ganz so wie der Makronucleus der Ciliaten, der dazu bestimmt ist, in Konjugation zu treten; jener (Nucleolus) spielt dieselbe Rolle wie dieser (Makronucleolus). Allein während der Nucleolus im Ovogonium, nachdem sich dieses zum Ovocyten erster Ordnung (»ovocyte de 1er ordre«) entwickelt hat, ähnlich wie der Makronucleus der Ciliaten durch eine Resorption im Protoplasma gänzlich verschwindet, sobald er seine vegetative Rolle beendigt hat und nachdem die geschlechtlichen Fortpflanzungserscheinungen begonnen haben, so persistirt er dagegen in dem Spermatogonium, nachdem sich dieses zum Spermatocyten erster Ordnung (»spermatocyte de premier ordre«) entwickelt hat, und bildet vollständig oder nur zum Theil das Centrosom, das bei der zweimal wiederholten Theilung des Spermatocyten bei dessen Reife erscheint.

Über diese Hypothese will ich nur bemerken, dass man, in so fern man die von mir beobachteten intravitellinen Körper von *Styelopsis grossularia* als Dotterkerne oder etwa als Sphären betrachten darf, auch in dem Ei von einem Centrosom reden könnte, das indessen nicht bei der Bildung der Richtungskörper zum Vorschein kommt.

Dass die Follikelzellen wenigstens bei den Ascidien nicht aus den betreffenden Körpern entstanden sein können, haben wir im Obigen gesehen.

Einen Grund, der dafür spräche, dass die intravitellinen Körper bei den Ascidien, wie es nach der Ansicht Carus' u. A. bei anderen Thieren der Fall ist, das Material für den Bildungsdotter des Eies liefern sollten, giebt es, so viel ich finde, nicht.

Es scheint dann die Annahme v. Wittich's u. A., dass sie den Ausgangspunkt bei der Bildung des Nahrungsdotters des Eies ausmachen, mehr begründet zu sein, denn bei gewissen Formen, z. B. bei *Styela rustica*, haben sie in der That hinsichtlich des Aussehens und der Färbung eine ziemlich große Ähnlichkeit mit den eigent-

lichen Dotterkugeln und verschwinden auch gleichzeitig mit dem Auftreten letzterer, allein es lässt sich wohl kaum annehmen, dass sie wirklich im Stande wären, alles zum Aufbau der Dotterkugeln erforderliche Material zu liefern, zumal wenn man deren überhaupt verhältnismäßig spärliches Vorhandensein oder Abwesenheit (*Clavelina*) in Erwägung zieht.

LEYDIG's Vermuthung, dass diese Elemente bei den Insekten die Blastodermkerne bilden, kommt mir an und für sich wenig wahrscheinlich vor und erweist sich als eine völlig unberechtigte, wenigstens was die Ascidien betrifft, über deren in gewöhnlicher Weise verlaufende Blastodermbildung direkte Beobachtungen mehrerer Forscher vorliegen.

Eben so verhält es sich mit der REIN'schen Theorie über ihre Identität mit dem »Eikern« des reifen Eies, eine Hypothese, die zu einer Zeit, wo die bei der Reife des Eies stattfindenden Veränderungen des Keimbläschens noch nicht genauer bekannt waren, etwa berechtigt sein konnte.

WEISMANN's und ISHIKAWA's Deutung der entsprechenden Bildungen in den Wintereiern der Daphniden als »Paranuclei« der »Kopulationszellen«, welche die Aufgabe haben, eine »Parakopulation« auszuführen, scheint bei der Kenntnis, welche wir von dem Verlaufe der Befruchtung bei den Ascidien haben, in unserem Falle jedes Grundes zu entbehren.

Vielmehr gefallen mir dann HENNEGUY's und JULIN's Hypothesen betreffs dieser Körper als atavistische oder rudimentäre Organe, mit den entsprechenden Bildungen bei den Ciliaten vergleichbar.

Mehrere Verfasser, welche sich mit den intravitellinen Körpern und deren Endschicksal beschäftigt haben, wie z. B. HENNEGUY u. A., haben nachgewiesen, dass dieselben eine Neigung haben, sich durch Resorption oder Degeneration aufzulösen und zu verschwinden. Dass die betreffenden Körper bei den Ascidien in einem mehr vorgeschrittenen Entwicklungsstadium des Eies vollständig verschwunden sind, haben wir bereits oben (p. 215) gesehen. Auch glaube ich, solche in Degeneration begriffen angetroffen zu haben. Man findet nämlich mitunter an verschiedenen Stellen des Protoplasmas, in der Nähe des Keimbläschens oder an der Peripherie des Dotters, vacuolenähnliche Gebilde, die einer chromatischen Substanz entweder völlig entbehren oder mit einem unbedeutenden Überrest einer solchen versehen, am häufigsten aber mit einer stark gefärbten Zone derselben Substanz umgeben sind. Sie bilden folglich gewissermaßen einen Gegensatz

zu den mit heller Zone umgebenen intravitellinen Körpern, indem die helle Partie sich bei jenen im Centrum befindet, während der chromatische Theil eine peripherische Lage einnimmt. Es scheint mir wenigstens die Erklärung am nächsten zu liegen, dass es sich hier um solche Körper handelt, welche im Begriffe sind zu degeneriren und ihre chromatischen Eigenschaften einzubüßen.

Ich will indessen bemerken, dass ich besonders in Präparaten, welche mit Sublimat-Essigsäure fixirt waren, ähnliche, nicht selten scharf begrenzte Vacuolenbildungen im Plasma gefunden habe, die jedoch von keiner stärker gefärbten Zone umgeben sind. Letztere Gebilde muss ich aber als Kunstprodukte betrachten, denn wenigstens an lebendem Material habe ich sie trotz recht eifrigen Suchens nicht gefunden.

Die Testazellen.

Geschichtliche Übersicht.

Wenn die Meinungen über die Entstehung der oben besprochenen primären Follikelzellen getheilt waren, so ist dies in Betreff der Bildung der Testazellen in noch höherem Grade der Fall. Und auch in dieser Frage wie bei der Deutung des Ursprungs der Follikelzellen haben sich zwei Hauptmeinungen geltend gemacht. Einige Verfasser sind der Ansicht, dass die Testazellen im Inneren des Eies entstehen, andere aber meinen, dass sie aus den schon vorher gebildeten, die Eier umgebenden Follikelzellen stammen. Da Fol in seiner Arbeit aus dem Jahre 1883 sowie van Beneden und Julin im Jahre 1887 eine ausführliche Darstellung und Referate der einschlägigen Litteratur geliefert haben, so begnüge ich mich damit, hier unten eine kurze Übersicht der wichtigsten Ansichten über diese Frage zu geben.

Der Erste, der den Testazellen einen intraovulären Ursprung zuschrieb, ist Kupffer (70, p. 123 ff.). Nach ihm entstehen die betreffenden Zellen von *Ciona canina* durch eine »freie Zellbildung« in der Peripherie des Eies innerhalb der von den Follikelzellen gegen den Dotter hin ausgeschiedenen Membran. Die Protoplasmakörper der Testazellen werden zuerst als eine klare, körnchenfreie Schicht gebildet, die sich aus dem schon granulirten Dotter ausgeschieden hat, während ihre Kerne wahrscheinlich erst später in denselben entstehen. In einer später erschienenen Arbeit (72, p. 366 ff.) hält er an seiner früher ausgesprochenen Ansicht fest.

Zu derselben Auffassung wie Kupffer ist auch Metschnikoff (72, p. 346 ff.) gelangt. Doch hat er in den seiner Meinung nach amöboiden, beweglichen »Tunicaelementen« (= Testazellen) von *Ascidia* (= *Ciona*) *intestinalis* keine Kerne, sondern nur feine Körnchen und kleine Vacuolen finden können.

Wie bei den Follikelzellen wollen Fol, Sabatier und Roule auch bezüglich der Testazellen geltend machen, dass diese vom Ei selbst herrühren, allein sie sind auch in dieser Frage über die Art und Weise ihrer ersten Entstehung nicht völlig einig.

So lässt Fol (83b, p. 148 u. 83a, p. 1593) »les corpuscules de la granuleuse«

oder »les globules granuleux«, wie er die Testazellen benennt, als Differenzirungen der oberflächlichen Partie des Dotters ohne irgend welche Betheiligung des Keimbläschens entstehen. Auch spricht er ihnen den Werth von Zellen ab, da er außer bei einer einzigen Form, *Molgula impura*, keine Kerne in ihnen gefunden hat.

Nach der von SABATIER (84, p. 452 ff.) zuletzt ausgesprochenen Ansicht entstehen die Testazellen oder »les globules celluloïdes« auf dieselbe Weise und an derselben Stelle wie — seiner Meinung nach — die Follikelzellen, also durch angehäufte Körner von Dottersubstanz in der Nähe des Keimbläschens, aber ohne Mitwirkung irgend eines Bestandtheiles desselben. Diese im Inneren erzeugten Anlagen wandern dann nach der Peripherie hinaus und bilden eine Schicht innerhalb der Follikelzellen.

Auch ROULE (83, p. 1071 ff., 84, p. 163 u. 85, p. 198) nimmt für die Testazellen eine Bildungsweise an, derjenigen entsprechend, die er für die Follikelzellen gefunden hat. Er meint demnach, dass die Kerne der Testazellen aus Chromatinkörpern stammen, die aus dem Keimbläschen nach der Peripherie des Dotters austreten, wo sie von einer aus dem Dotter stammenden Protoplasmazone umgeben werden. Auf diese Weise kommt eine Schicht von Testaelementen, bestehend aus wahren Zellen mit Kern und Protoplasma, zu Stande.

Auch MAURICE et SCHULGIN (84, p. 16) behaupten konstatirt zu haben, dass die Testazellen bei *Amaroecium proliferum* aus dem Dotter stammen.

Wie schon oben (p. 163) erwähnt wurde, hat v. DAVIDOFF betreffs der Bildung der Testazellen zwei verschiedene Theorien aufgestellt. Seiner zuerst (87, p. 39 ff.) ausgesprochenen Meinung gemäß entstehen die Kerne dieser Zellen bei *Distaplia magnilarva* durch eine freie Kernbildung im Dotter des Eies ohne irgend welche Mitwirkung des Keimbläschens.

In seiner späteren Arbeit (89, p. 128 ff.) leitet er die betreffenden Zellkerne bei derselben Form aus einem ganz anderen Bildungsprocess her. Vom Keimbläschen schnüren sich nämlich in recht frühzeitigen Stadien der Entwicklung des Eies Knospen oder »Nucleogemmen« ab, die ein achromatisches Kernnetz enthalten und mit einer Kernmembran umgeben sind, welche ähnlich wie das Kernnetz aus den entsprechenden Theilen des Keimbläschens stammt. Oft lässt sich in diesen Knospen ein stärker lichtbrechender Körper beobachten, der jedoch eben so achromatisch wie das Kernnetz selbst und wahrscheinlich als eine Verdickung desselben anzusehen ist. Eine Betheiligung des großen Nucleolus des Keimbläschens bei diesen Bildungen bestreitet der Verfasser ganz und gar. Nachdem sich diese Nucleogemmen vom Keimbläschen vollständig abgelöst haben, sind sie häufig in der Nähe desselben Gegenstand einer neuen Theilung durch Abschnürung, zumal wenn sie eine bedeutendere Größe haben. Sodann wandern sie gegen die Oberfläche des Dotters hinaus, wo sie, bisher fast achromatisch, für die Farbstoffe bedeutend empfänglicher werden und zuweilen mitotischen Kerntheilungen unterworfen sind. Auch umgeben sie sich hier mit einer vom Dotter herstammenden Protoplasmahülle und bilden folglich wahre Zellen.

Der Letzte, der sich für eine intraovuläre Bildungsweise der Testazellen oder »cellules de rebut«, wie er sie nennt, ausgesprochen hat, ist PIZON (93, p. 284 ff.), welcher in dieser Beziehung eine Anzahl *Botryllus*- und *Botrylloides*-Arten untersucht hat. In jungen Eiern dieser Formen hat er im Dotter Körperchen von einer unregelmäßigen Form und mit einer hellen Protoplasmazone umgeben gefunden. Diese färben sich durch Alaunkarmin eben so lebhaft wie

das Chromatin des Kerns, in welchem er häufig außer dem großen Nucleolus auch einen sekundären beobachtet hat, der den im Dotter befindlichen Chromatinkörperchen sehr ähnlich sieht. In Ermangelung direkter Beobachtungen (vgl. p. 220) betrachtet er letztere nicht als aus dem Kern stammend, sondern meint, dass sie durch eine Differenzirung im Dotter selbst entstanden sind. Diese im Dotter und zwar in der Nähe des Keimbläschens gebildeten Elemente treten in den älteren Eiern gegen die Peripherie hinaus, wo sie sich unmittelbar innerhalb der inneren Follikelhülle lagern und sich zu wahren Zellen entwickeln, in denen das Protoplasma von der dieselben ursprünglich umgebenden Zone, der Kern aber sammt seinen zahlreichen Chromatinkörnchen von dem centralen Chromatinkörper gebildet wird. In diesem Stadium zeigen sie eine große Übereinstimmung mit den Zellen der inneren Follikelschicht. Übrigens werden sie alsbald einer Degeneration ausgesetzt.

Unter die Verfasser dieser Seite dürften auch Semper und Playfair MacMurrich zu zählen sein, welche den Ursprung der Testazellen aus der Dottersubstanz des Eies auf experimentellem Wege nachzuweisen versucht haben.

Durch eine kürzere oder längere Einwirkung verdünnter Säuren, süßen oder salzigen Wassers auf reife oder jüngere Eier von *Molgula nana*, *Phallusia pedunculata*, *Cynthia depressa* und *Clavelina vitrea* hat Semper (75, p. 38 ff.) die »Testatropfen«, wie er die Testaelemente des Eies nennt, auspressen sehen. Diesen spricht er den Werth von Zellen ab, da keine Kerne in denselben von ihm beobachtet worden sind. Diese Auspressung von Tropfen, von einer eiweißartigen, amöboiden Substanz gebildet, geht um so viel schneller von statten, wenn sie schon vor dem Experimente im Ei präformirt sind; widrigenfalls vollzieht sich dieser Process bedeutend langsamer oder bleibt gänzlich aus.

Auch Playfair MacMurrich (82, p. LXII) glaubt gefunden zu haben, dass in den reifen oder annähernd reifen Eiern von *Ascidia amorpha* und *Cynthia ocellata* bei der Einwirkung von Meerwasser, Essig- oder Pikrinsäure die Testazellen durch eine Zusammenziehung des Dotters gebildet werden. Dagegen hat er sie nicht durch Anwendung der unmittelbar fixirenden Osmiumsäure hervorrufen können. Auch nach diesem Verfasser haben diese Gebilde nicht den Charakter von Zellen.

Wenden wir uns jetzt zu denjenigen Verfassern, welche die Testazellen aus den vorher gebildeten Follikelzellen herleiten wollen und also für diese Elemente eine extraovuläre Entstehungsweise annehmen, so begegnet uns zuerst Kowalevsky. In seiner ersten, epochemachenden Arbeit über die Entwicklungsgeschichte der Ascidien äußert er sich, wenn auch in etwas unbestimmten Worten (66, p. 2), über den Ursprung »der gelben Zellen« (= Testazellen) aus dem Eifollikel. »Die gelben Zellen«, erklärt er, »stammen aller Wahrscheinlichkeit nach aus dem Follikel ab.« — In einer späteren Arbeit (71, p. 103 ff.) hält er seine zuerst ausgesprochene Ansicht aufrecht und führt als schwerwiegende Gründe für dieselbe neue, genaue Beobachtungen an.

Nach Stepanoff (69, p. 213) entständen die Testaelemente des Eies oder, wie er sie nennt, die »Gallertschicht« durch eine direkte Umwandlung des ursprünglichen Follikelepithels, welches also in die Bildung dieser Schicht ganz und gar überginge. Den einzelnen »Zellen« dieser Hülle fehlt sowohl der Kern als die Membran.

Bei der Beschreibung derjenigen Hüllen, mit denen die sich entwickelnden Embryonen von *Botryllus* umgeben sind, erwähnt Ganin (70, p. 515) einer

innersten, zelligen Hülle, welche der »grünen Schicht« (= Testazellenschicht) der einfachen Ascidien entspricht und sich von der zunächst außerhalb liegenden Hülle, »der Eikapsel« (= Follikelepithelschicht) schon vor der Furchung abgelöst hat.

Auch Ussow (75, p. 11) schließt sich vollständig an Kowalevsky's Auffassungsweise an und betrachtet die Testazellen oder »die gelben Körperchen« lediglich als zu dem Graaf'schen Follikel gehörende Zellen, welche sich vor der Bildung des Chorions einreihig um die gewachsene Eizelle und innerhalb der Membrana granulosa, aus deren Epithelzellen sie stammen, geordnet haben.

Für Giard (81, p. 1350) haben »les cellules de la granulosa« (= Testazellen) bei *Lithonephria eugyranda* den Charakter von Wanderzellen, welche aus dem Follikel oder vielleicht aus irgend einem anderen Theile des Ovariums in den Dotter einwandern, wo sie sogar bis an das Keimbläschen herandringen können. — In zwei früheren Arbeiten (72a, p. 243 u. 72b, p. 665) hat er sich jedoch zu Gunsten der Kupffer'schen Anschauungsweise betreffend die »freie« Bildung dieser Zellen ausgesprochen.

Nach Seeliger (82, p. 373 ff.) entstehen bei *Clavelina* die Testazellen auf dieselbe Weise wie — seiner Meinung nach — die Follikelzellen und zwar durch eine Einwanderung freier Mesodermzellen in das Ei, die ursprünglich vollständig außerhalb des Eies liegen. Entweder dringen diese amöbenartigen Mesodermzellen mitten durch die vorher gebildete, aber anfänglich locker zusammenhängende Follikelzellenlage in die peripherische, helle Schicht des Dotters hinein, oder sie drängen die Follikelzellen durch den Druck, welchen sie auf diese ausüben, in das Ei hinein und nehmen selbst deren früheren Platz ein. In beiden Fällen werden von den derart in das Ei eingewanderten Zellen die Testaelemente des Eies gebildet.

Van Beneden et Julin (87, p. 356) nehmen an, dass das ursprüngliche Follikelepithel auf einem gewissen Zeitpunkte sich in eine innere und eine äußere Schicht theilt, deren Zellen einander anfänglich in Form und Struktur gleich sind. Die innere Schicht bildet die Testazellen, welche in der Peripherie des Dotters liegen, niemals aber in sein Inneres hineindringen; sie vermehren sich, nehmen an Größe zu und werden halbsphärisch oder sogar kugelig. Zwischen der Testazellenschicht und der äußeren Hülle, welche jetzt das sekundäre Follikelepithel genannt wird, bildet sich eine strukturlose Membran epithelialen Ursprungs.

Maurice (88, p. 465) behauptet betreffend *Fragaroïdes aurantiacum*, die Frage nach dem Ursprung der Testazellen nicht lösen zu können, hält jedoch die Ansicht Kowalevsky's für die am meisten plausible. — Wie oben (p. 231) erwähnt, haben er und Schulgin früher geglaubt, bei *Amaroecium proliferum* ihren intraovulären Ursprung konstatiren zu können.

Morgan (90, p. 197) hat die Bildung der Testazellen bei verschiedenen *Cynthia-*, *Ascidia-*, *Molgula-*, *Perophora-*, *Amaroecium-* und *Clavelina-*Arten untersucht. Erst einige Zeit nach demjenigen Stadium, wo die Follikelzellen eine geschlossene Hülle um die Eizelle gebildet haben, entstehen die Testazellen aus den Follikelzellen derart, dass an gewissen Stellen einzelne Zellen dieser Follikelschicht nach innen gegen die Peripherie des Eies verschoben werden, wodurch sie natürlich innerhalb der übrigen zu liegen kommen; sie stehen aber Anfangs noch in direkter Verbindung mit der übrigen Follikelhülle. Nachher schnüren sie sich vollständig von letzterer ab und vermehren sich durch Theilung in der

Peripherie des Dotters, welcher nun durch eine deutliche, strukturlose Membran vom Follikelepithel abgetrennt wird (siehe oben p. 196).

In seiner späteren Arbeit schließt sich JULIN (93 a, p. 123) im Wesentlichen an die Ansicht an, welche früher (siehe p. 233) von ihm und VAN BENEDEN in dieser Frage ausgesprochen wurde. In einem gewissen Entwicklungsstadium theilen sich fast gleichzeitig die Zellen des primären Follikelepithels auf mitotischem Wege. Nachdem die Produkte dieser Theilung wieder in Ruhe gekommen sind, ordnen sie sich auf eine regelmäßige Weise in zwei Schichten, und gleichzeitig erscheint zwischen ihnen eine dünne, strukturlose Eimembran (»membrane ovulaire anhyste«). Die Zellen der inneren Lage bilden die Testazellen, welche in die oberflächliche Schicht des Eikörpers eindringen, wo sie alsbald an Volumen zunehmen und eine besondere Textur bekommen.

CAULLERY (94 a, p. 600) hat sich ebenfalls für die Entstehung der Testazellen aus den Follikelzellen durch eine Mitose bei *Distaplia rosea* ausgesprochen.

SALENSKY (94, p. 441) endlich erklärt auch, dass die »Kalymmocyten« (= Testazellen) bei *Distaplia* und *Diplosoma* ohne Zweifel aus den Follikelzellen stammen, allein er scheint keine näheren Untersuchungen über diese Frage gemacht zu haben. Bei *Didemnum niveum* entstehen diese Zellen nach seinen Untersuchungen (95, p. 492 ff.) aus den Follikelzellen in nächster Übereinstimmung mit der von MORGAN (siehe oben p. 233) angegebenen Weise.

Eigene Beobachtungen.

Die Bildung der Testazellen.

Wie betreffend die Follikelzellen, muss ich mich auf Grund meiner Beobachtungen für einen extraovulären Ursprung auch der Testazellen[1] aussprechen und zwar ihre Abstammung aus den schon vorher gebildeten primären Follikelzellen annehmen, welche ja, wie wir gesehen haben, als besondere Zellen neben dem jungen Ei, also außerhalb desselben entstehen.

Etwa um die Zeit, wo die eigentliche Dotterbildung eintritt, aber bald etwas vor diesem Zeitpunkte, bald etwas nach demselben fangen die Testazellen zuerst an, innerhalb der Follikelzellen in der Peripherie des Eidotters, allein immer vor der Bildung der äußeren Follikelschicht (siehe unten) zu erscheinen.

Fig. 16, Taf. X stellt ein Ei von *Styela rustica* dar, wo die Testazellen eben in Bildung begriffen sind. An verschiedenen Stellen (*Tz'*) der Peripherie des Dotters sieht man Einbuchtungen von der Follikelzellenschicht, jede einen Kern mit einer hellen Protoplasmahülle ein-

---

[1] Ich behalte hier die ungeeignete Benennung »Testazellen« bei, weil dieser Name in der Litteratur eingebürgert ist und die betreffenden Gebilde also unter diesem Namen allgemein bekannt sind. Man könnte freilich den Namen »die innersten Follikelzellen« anwenden, da wir aber bereits vorher die »inneren Follikelzellen« haben, wäre vielleicht dadurch eine Verwechselung möglich.

schließend, welche mit den gleichgefärbten, um die peripherischen Follikelkerne befindlichen unmittelbar zusammenhängt. Es hält in diesem Falle schwer, deutliche Grenzen zwischen den Follikelzellen zu entdecken. Wir finden ferner, dass die bei dieser Form so großen Dotterkugeln sowie die Chorionmembran (*Ch*), welche letztere sich auf der nach innen dem Dotter zugewandten Seite der erwähnten Einbuchtungen der Follikelschicht fortsetzt, schon fertiggebildet sind.

Es leuchtet ein, dass diese einwärts gegen den Dotter hin verschobenen und aus der Follikelzellenschicht stammenden Zellen nichts Anderes sind als die in Bildung begriffenen, mit den Follikelzellen noch zusammenhängenden Testazellen. Unten auf derselben Figur (bei *Tz*) befindet sich eine solche Zelle, welche durch eine Membran, die von den außerhalb liegenden Follikelzellen oder von den Testazellen selbst oder etwa von beiden Arten Zellen gebildet sein muss, schon von ihrer Mutterzellenschicht abgetrennt ist. Diese Bildungsweise der Testazellen entspricht also genau der von Morgan (90, p. 197 u. 200) für *Cynthia partita* und *Clavelina sp.* beschriebenen.

Nahe übereinstimmende Verhältnisse bei der Bildung der Testazellen habe ich z. B. bei *Cynthia echinata* gefunden, wo die Chorionmembran bei dem ersten Auftreten der betreffenden Zellen ebenfalls vorhanden ist. Auch bei den übrigen Formen scheint das Verhältnis ein gleiches zu sein, allein es ist oft überaus schwer, die Anwesenheit einer Membran zu konstatiren und zwar wegen der intensiven Färbung des Protoplasmas, die von der der Membran nur unbedeutend abweicht. Bei *Cynthia* dagegen, wo die Dotterbildung schon eingetreten, obgleich sie auf diesem Zeitpunkt nicht so weit vorgeschritten wie bei *Styela rustica* ist, sticht wie bei letzterer die von Hämatoxylin gefärbte Membran recht scharf gegen die von Eosin schwach gefärbten Dotterkugeln ab.

Auch bei *Ascidiella venosa* habe ich solche in Bildung begriffenen Testazellen gesehen; die eigentliche Dotterbildung aber scheint hier nicht eingetreten zu sein.

Was Sabatier, Roule und Pizon veranlasst hat, einen intraovulären Ursprung der Testazellen anzunehmen, ist offenbar nichts Anderes als die im Dotter befindlichen Chromatinkörper, deren Anwesenheit ich auch, obgleich seltener, während der Periode, wo die Testazellen entstehen, habe nachweisen können, wie z. B. bei *Ciona* (s. Fig. 12).

Kupffer's, Metschnikoff's und Fol's Annahme einer »freien Kern- und Zellenbildung« bei der Entstehung der Testazellen muss auch in Folge der oben mitgetheilten Thatsachen verworfen werden.

— »Die freie Zellenbildung kann nur auf negativem Wege bewiesen werden«, sagt Henle (82, p. 421, Fußnote) mit Recht, und da nun positive Beweise für eine andere Bildungsweise der fraglichen Zellenelemente vorliegen, muss die erwähnte Annahme ausgeschlossen werden.

Die Umbildung der Testazellen.

Es ist selbstverständlich, dass die Testazellen, da sie aus den Follikelzellen stammen, diesen wenigstens anfänglich in so hohem Grade ähnlich sehen, dass man, abgesehen von ihrer Lage, keine Verschiedenheiten zwischen ihnen entdecken kann. Bald genug aber schlagen sie verschiedene Entwicklungsrichtungen ein, indem die Follikelzellen die früher geschilderten Umwandlungsprocesse durchlaufen, während die Testazellen sehr oft binnen Kurzem einer Degeneration entgegengehen.

Bei *Styela rustica* nehmen die Testazellen des älteren Eies ein sehr charakteristisches Aussehen an (Fig. 26, Taf. X) und erscheinen als gut abgegrenzte Bildungen oder Zellen, in deren hellem Plasma außer einem deutlichen Kern mit einem oder mehreren Nucleolen auch eine Anzahl Körner enthalten sind, die sich ihrer Größe nach den Dotterkugeln des Eies nähern, im Gegensatze zu diesen aber sich von Hämatoxylin stark färben. An lebendem Materiale sind diese Körner hell und ziemlich stark lichtbrechend, während die umgebenden Dotterkugeln, mit denen sie in Bezug auf ihre Lichtbrechung nahe übereinstimmen, schmutziggelb gefärbt sind. In etwas jüngeren Entwicklungsstadien (siehe Fig. 15 *Tz*, Taf. X) zeigen diese Körner eine noch größere Übereinstimmung mit den umgebenden Dotterkugeln, indem sie sich wie diese nunmehr durch Eosin, wenn auch etwas schwächer, färben. Mitunter finde ich in solchen Zellen vereinzelte Körner, die schon die blaue Farbe angenommen haben, während die übrigen noch die hellrothe beibehalten, und es ist offenbar, dass erstere aus letzteren durch irgend einen Umwandlungsprocess hervorgehen, der sich durch diese verschiedenen Färbungsverhältnisse kund giebt. Die eosinophilen Körner ihrerseits sind — allem Anschein nach — lediglich wahre Dotterkugeln, die aus dem umgebenden Dotter in die junge Testazelle sekundär eingewandert sind. Auf Fig. 16, Taf. X (bei *Tz*) sieht man nämlich Dotterkugeln, welche nahe an den Kern der von der Follikelschicht schon abgetrennten Testazelle, die nach der dem Dotter zugewandten Seite hin keine deutliche Begrenzung zeigt, herangedrungen sind.

Bei den übrigen untersuchten Formen habe ich indessen in dem Protoplasma der Testazellen, welches bei ihnen gewöhnlich aus einer

größeren oder kleineren hellen, um den Kern liegenden Zone besteht, nichts dergleichen gefunden. Nur bei *Corella parallelogramma* habe ich Testazellen angetroffen, die in einem gewissen Stadium ein wenig an jene von *Styela rustica* erinnern. Innerhalb der Follikelzellenschicht findet man nämlich in etwas älteren Eiern (Fig. 14, Taf. X) in der peripherischen Schicht des Dotters eigenthümliche, radähnliche Bildungen (*Tz*), welche als Testazellen zu deuten sind. In ihrem Centrum oder zuweilen nahe an der Peripherie befindet sich ein mehr oder weniger deutlicher Kern[1], von welchem radiär verlaufende Protoplasmastrahlen gegen die Peripherie ausgehen, so dass das Ganze das Aussehen eines Rades mit dessen Speichen bekommt. Nicht immer ist der Umkreis ein völlig ebener, sondern weist häufig an denjenigen Stellen, wo die Protoplasmastrahlen die Peripherie erreichen, schwache Einbuchtungen auf. Die zwischen diesen Plasmasträngen liegenden Partien sind hell und gewöhnlich ungefärbt und scheinen mit einem flüssigen Inhalt erfüllt, an fixirtem Material aber hat sich oft dieser Inhalt von den Wänden zurückgezogen und eine freie Masse, die bei Eosinfärbung einen schwach rosigen Anflug bekommt, hat sich im Innern gebildet. Die ganze Testazelle bekommt dadurch eine gewisse Ähnlichkeit mit der von *Styela rustica* in demjenigen Stadium, wo die eosinophilen Körner in deren Plasma erschienen sind. Es ist jedoch wenig wahrscheinlich, dass diese eosinophilen Partien von *Corella* wahre Dotterkugeln sind, denn sowohl in Größe als in Aussehen und Färbung weichen sie von diesen Dotterelementen wenigstens bei der vorliegenden Form recht erheblich ab. An frischem Materiale haben diese Bildungen das Aussehen mit Flüssigkeit erfüllter Bläschen, die sich nach einwärts gegen das Centrum hin, wo der Kern gelegen ist, verjüngen. In radiärer Richtung sind sie durch die feinkörnigen Plasmastränge von einander getrennt.

Diese Gebilde zeigen eine auffallende Ähnlichkeit mit den von Sabatier (84, p. 454 ff., Pl. XXIII, Fig. 40—43) beschriebenen und abgebildeten Testazellen der Synascidie *Diazona*, in denen das Protoplasma strahlförmig oder mehr netzförmig vertheilt ist, wodurch die Zellen schließlich ein »schaumiges« Aussehen bekommen, als wären sie aus zahlreichen Bläschen zusammengesetzt. In diesem Stadium haben sie nach dem Verfasser eine große Ähnlichkeit mit den Follikelzellen

[1] Dass die Kerne auf den Schnitten nicht immer in jeder Testazelle sichtbar sind, erklärt sich leicht dadurch, dass jede der Testazellen wegen ihrer Größe auf mehrere Schnitte vertheilt worden ist, der unbedeutende Kern aber nur einem oder zwei Schnitten zukommt.

von *Ciona*, was jedoch bei den Testazellen von *Corella* keineswegs der Fall ist. Auch zeigen letztere eine sehr nahe Übereinstimmung mit den von v. Davidoff (89, Taf. V, Fig. 14) bei *Distaplia magnilarva* abgebildeten Testazellen oder »Abortiveiern«, wie er dieselben nennt, sowie mit den »Kalymmocyten« Salensky's (92, Taf. XIV, Fig. 2 *a*).

Wie aus der Fig. 14 ersichtlich, stellen die Testazellen bei *Corella* keine zusammenhängende Schicht innerhalb der Follikelhülle dar, sondern liegen mit ziemlich großen Zwischenräumen in der Außenschicht des Dotters zerstreut. Eben so verhält es sich mit den zu der Familie *Cynthiidae* gehörenden Formen, z. B. *Styela rustica*, *Polycarpa pomaria* und *Cynthia echinata*. Bei der nahestehenden *Styelopsis grossularia* sind sie näher an einander gerückt, so dass einzelne Zellen bisweilen zusammenstoßen, eine vollständig geschlossene Schicht kommt jedoch nicht zu Stande. Eine fast gleiche Anordnung findet sich bei *Clavelina*, sowie innerhalb der Familie *Ascidiidae* bei *Ascidiella venosa* und *Ascidia mentula*.

Bei der Gattung *Ciona* wie bei *Ascidiella patula* dagegen bilden die Testazellen anfänglich eine einfache, zusammenhängende Schicht innerhalb des Chorions, in einem älteren Stadium vereinigen sich eine Anzahl benachbarter Zellen zu mehr oder weniger deutlich von einander abgegrenzten Gruppen (siehe Fig. 17 *Tzgr*, Taf. X), welche mit ihrer inneren, zumeist halbsphärischen Begrenzung gegen den Dotter hineinragen, während sie nach außen durch das Chorion begrenzt werden. Jede solche Halbsphäre besteht aus einer hellen, wie es scheint, flüssigen Substanz, welche aller Wahrscheinlichkeit nach nichts Anderes ist als die zusammengeflossenen Protoplasmamassen der früheren einschichtigen Testazellenschicht, welche auch dasselbe Aussehen haben. In dieser Substanz befinden sich nun eine Menge rundlicher, bläschenähnlicher Körper, in welchen man mitunter schwach chromatische Körner antrifft; meistens aber verhalten sich die Körner gegen die Farbstoffe fast achromatisch. Ich muss diese Gebilde als die mehr oder weniger umgewandelten Kerne der Testazellen deuten. In lebendem Zustande haben sie ein gelbgrünes Aussehen, und diese Körper müssen es sein, welche Kowalevsky und Ganin veranlasst haben, die Testazellenschicht von *Ciona* mit dem Namen »die gelben Zellen« resp. »die grüne Schicht« zu bezeichnen. Muthmaßlich ist es auch ihr Aussehen körnerähnlicher, in der hellen Grundsubstanz liegender Körper, das auch Sabatier veranlasst hat, dem ganzen Gebilde die Benennung »les cellules granuleuses« oder »les globules granuleux« zu geben, indem

er, wie es scheint, die ganze Gruppe von Zellen als eine einzige Zelle mit zahlreichen Körnern betrachtet hat.

Bei der völligen Reife der Eier, nachdem sie in den Eileiter gefallen sind, persistiren diese Zellenhäufchen nicht mehr als solche, sondern ordnen sich von Neuem zu einer einschichtigen oder stellenweise mehrschichtigen Hülle um den äußeren, abgerundeten Umriss des Dotters, ohne in denselben hineinzuragen. Diese Schicht ist die »couche gélatineuse« oder »masse subgélatineuse« von MILNE-EDWARDS (42, p. 252 u. 241) und anderen Verfassern, die »glashelle Schicht« von KROHN (52, p. 313), die »Gallertschicht« von KOWALEVSKY (66, p. 2). Durch Aufnahme von Wasser besitzt nämlich diese Hülle die Eigenschaft, in ansehnlichem Grade gallertartig anzuschwellen, wodurch die außerhalb liegende Chorionmembran vom Dotter weit entfernt wird. Die in der fraglichen Hülle eingeschlossenen »gelben« oder »grünen Körper« sind also lediglich die degenerirten Kerne der Testazellen, während die Gallertsubstanz aus dem Protoplasma derselben Zellen besteht.

Eine hyaline »membrane du testa«, wie sie nach der Beschreibung CHABRY's (87, p. 188 u. 191 ff.) die Außenseite der Testazellenschicht überkleidet, habe ich ausschließlich des Chorions, das ja diese Struktur besitzt und diese Lage einnimmt, nicht finden können.

Wie schon erwähnt ist, sind die Testazellen und zwar besonders ihre Kerne sehr oft einer Degeneration ausgesetzt, die durch eine Art von Chromatolyse bewirkt wird. Wie bei der Degeneration der Follikelzellenkerne verschwindet auch hier die Kernmembran, und die Chromatinsubstanz bildet sich in einen homogenen, stark färbungsfähigen Körper um oder theilt sich gewöhnlich in eine Anzahl Körner[1] (siehe Fig. 27, Taf. X), die bei Doppelfärbung mit Safranin-Gentianaviolett von letzterem lebhaft gefärbt werden, bei Färbung mit Hämatoxylin-Eosin aber den rothen Farbstoff begieriger in sich aufnehmen. Bei den Testazellen von *Ciona* finde ich solche Degenerationsprocesse nur ausnahmsweise. Im Allgemeinen zeichnen sich die älteren Testazellen hier durch ihre auffallende Abgeneigtheit, Farbstoffe in sich aufzunehmen, aus. Diese letztere Eigenschaft ist es wahrscheinlich, die verursacht hat, dass einige Verfasser, wie FOL, METSCHNIKOFF u. A., in diesem Stadium keine deutlichen Kerne bei ihnen gefunden und ihnen aus diesem Grunde den Werth von Zellen abgesprochen haben. Auf einer früheren Entwicklungsstufe aber findet man in diesen Zellen typische Kerne mit stark gefärbten Nucleolen.

---

[1] Vielleicht haben auch diese Körner zu der den Testazellen beigelegten Benennung »körnige Körper« beigetragen.

Die Wanderung der Testazellen.

Wenn die Testazellen auch, wie wir gesehen haben, einen extraovulären Ursprung aus den Follikelzellen haben und in der peripherischen Schicht des Dotters liegen, so fehlt ihnen doch keineswegs die Fähigkeit, sich mitunter von dort zu entfernen. In älteren Eiern findet man sie nicht selten in den Dotter eingesenkt und von demselben vollständig umgeben, ja, mitunter können sie sogar bis an das Keimbläschen vordringen, wie es schon Giard (81, p. 1351) bei *Lithonephria eugyranda* nachgewiesen hat und ich bei einem Theil der untersuchten Formen habe konstatiren können, wie z. B. bei *Ciona intestinalis*, *Ascidiella venosa*, *A. patula*, *Cynthia echinata*, *Styela rustica* und *Corella parallelogramma* (siehe Fig. 14 *E.tz*, Taf. X). Auch Metschnikoff beschreibt die Testazellen als eine amöboide Bewegung besitzend (siehe oben p. 230). Amöboide Fortsätze habe ich jedoch bei diesen eingewanderten Zellen nicht nachweisen können. Salensky (95, p. 493) beschreibt indessen solche pseudopodienartigen Fortsätze in den späteren Stadien der Bildung der Testazellen bei *Didemnum niveum*, welche als Anheftungsorgane das Eindringen der Follikelzellen in den Dotter bewerkstelligen.

Es liegt die Vermuthung ziemlich nahe, dass es etwa diese gegen das Keimbläschen eingewanderten Zellen sind, welche v. Davidoff zu der Annahme einer Knospung von dem Keimbläschen her und einer Auswanderung in ganz entgegengesetzter Richtung behufs der Bildung der Testazellen veranlasst haben[1]. Dass aber in dem vorliegenden Falle von in Bildung begriffenen Testazellen nicht die Rede sein kann, geht deutlich daraus hervor, dass die eingewanderten Zellen sehr oft in Degeneration begriffen sind, was wohl bei ihrer ersten Bildung nicht der Fall sein kann. Übrigens erscheinen sie oft in älteren Eiern, wo die Bildung der Testazellen schon zu Ende ist und diese Elemente ihre charakteristische Struktur und Anordnung schon angenommen haben. Caullery (94a, p. 600), der die Bildung der Testazellen bei einer anderen *Distaplia* (*rosea*) von Neuem untersucht hat, hat keine Bestätigung der Angaben von v. Davidoff gefunden.

---

[1] Zu dieser Auffassung haben vielleicht auch die oben (p. 230) erwähnten, scharf abgegrenzten Vacuolen des Plasmas beigetragen, welche bisweilen unmittelbar neben dem Keimbläschen liegen, das dann oft eine Ausbuchtung nach der Vacuole zu zeigt. Er beschreibt ja auch die jungen, vom Keimbläschen stammenden Knospen als, wenigstens Anfangs, ganz achromatisch.

In den reifen Eiern habe ich niemals solche eingewanderten Zellen angetroffen, welche also vorher ausgestoßen sein müssen.

Auch in einem anderen Falle scheint es nothwendig, eine Wanderung der Testazellen anzunehmen, und zwar da, wo zwei Eier innerhalb einer gemeinsamen Follikelhülle (siehe p. 191) eingeschlossen sind, wobei die gegen einander gekehrten Innenseiten der Eier keine Hülle aus eigentlichen Follikelzellen, sondern nur aus Testazellen (siehe Fig. 9, Taf. X) besitzen. Da diese letzteren Zellen in Übereinstimmung mit der Bildungsweise, die für die Testazellen oben beschrieben worden ist, nicht an Ort und Stelle entstanden sein können, finde ich keine andere Erklärung ihres Vorhandenseins an dieser Stelle als die Annahme, dass sie von denjenigen Punkten des Follikelepithels, wo sie zuerst entstanden, dahin gewandert sind.

Die Bedeutung der Testazellen.

Was die Frage nach der Bedeutung der Testazellen anlangt, bin ich nicht in der Lage gewesen, eigene Beobachtungen über diese Sache zu machen, ich will jedoch hier die wichtigsten, darüber ausgesprochenen Ansichten in Kürze zusammenstellen.

MILNE-EDWARDS (42, p. 252) ist der Erste, der die Meinung ausgesprochen hat, dass (bei *Amaroecium proliferum*) »la couche gélatineuse« (= Testazellenschicht) »la couche tégumentaire« (= Mantel) erzeugen sollte. Dieser Meinung sind mehrere spätere Verfasser beigetreten, so z. B. KROHN (52, p. 313), KOWALEVSKY in seinen früheren Arbeiten (z. B. 66, p. 2 ff.), KUPFFER (70, p. 149), USSOW (75, p. 11 ff.) u. A. Diese Verfasser meinen also, dass bei den Ascidien die eigentliche Cellulose- oder Tunicinsubstanz aus der »Gallertmasse« stammt, während die Zellen des Mantels aus den ursprünglichen Testazellen abstammen. Diese Auffassung ist es selbstverständlich, welche für die betreffenden Zellen die Namen »Testazellen« (KUPFFER) und »Tunicaelemente« (METSCHNIKOFF), entsprechend der Benennung »Testa« oder »Tunica« für den Ascidienmantel, veranlasst hat.

Diese Theorie litt indessen einen großen Abbruch durch O. HERTWIG's epochemachende Untersuchung (73) über den Bau und die Entwicklung des Cellulose-Mantels der Ascidien, wodurch er zum ersten Male nachwies, dass der Mantel der Tunicaten von der Natur einer epithelialen Cuticula ist, in welche Epidermiszellen einwandern, um sich dann zu den eigenthümlichen, eigentlichen Mantelzellen umzuwandeln. Obgleich durch neuere Untersuchungen von KOWALEVSKY (93, p. 3 ff.), JULIN (92, p. 258 ff.) u. A. diese Auffassung von

der Herkunft und der Zusammensetzung des Mantels etwas modificirt worden ist, hat sie sich doch in der Hauptsache als richtig erwiesen, indem der Mantel auch nach dem Befunde dieser Verfasser aus einer Cuticulabildung besteht, in welche nur Zellen mesenchymatischen Ursprungs oder sammt ektodermalen Zellen eingewandert sind.

Indessen hat die von Milne-Edwards aufgestellte Theorie über die Funktion der Testazellen in der letzten Zeit einen eifrigen Vertheidiger in Salensky gefunden, der (92, p. 110 ff., 94, p. 441 u. 95, p. 619 ff.) nachzuweisen versucht hat, dass bei *Distaplia*, *Diplosoma* und *Didemnum* der Mantel allein oder zusammen mit ektodermalen und mesenchymatischen Zellen von den »Kalymmocyten« (= Testazellen) gebildet wird.

Caullery (94a, p. 600) hat jedoch bei seiner Untersuchung über *Distaplia rosea* diese Theorie von der Betheiligung der Testazellen an der Bildung des Mantels nicht bestätigt gefunden. — Auch mir kommt es höchst unwahrscheinlich vor, dass Zellen, die ursprünglich außerhalb des Eies gebildet — was Salensky auch selbst annimmt —, und also nicht bei dessen Furchung entstanden sind, sich an dem Aufbau eines persistirenden Organs bei dem ausgewachsenen Thiere betheiligen. Es wäre dies jedenfalls ein, so viel ich weiß, innerhalb des Thierreiches alleinstehendes Verhältnis.

Fol (83b, p. 148 ff.) bestreitet freilich, dass »les corpuscules granuleux« und »la couche de gelée« sich an der Bildung des Mantels der völlig ausgewachsenen Tunicaten betheiligen, er meint aber, dass die Testazellen bei den Vorfahren der heutigen Tunicaten eine bedeutende Rolle als ein äußeres Schutzorgan gespielt haben, nunmehr aber lediglich als eine provisorische, larvale Schutzhülle (»testa larvaire«) dienen, die nur bei der Gattung *Doliolum* eine gewisse Dauer und Bedeutung besitzt, bei anderen aber bei der Ausbildung des eigentlichen Mantels zu Grunde geht.

Semper (75, p. 11) will die Testazellen mit Polkörperchen homologisiren, allein wie Fol (83b, p. 154) und v. Davidoff (89, p. 139 ff.) nachgewiesen haben und wie ein Jeder, der die verschiedene Entstehung dieser beiden Bildungen bedenkt, unschwer einsehen kann, diese Meinung muss man unbedingt verwerfen.

Gestützt auf seine eigenen Beobachtungen über die Bildung der Testazellen und sie der Ovogenese bei den Appendicularien gegenüberstellend, hat v. Davidoff (89, p. 145 ff.) die Ansicht ausgesprochen, dass die Testazellen der Ascidien abortive Eier sind, während das bei diesen Thieren bisher als Ei bezeichnete Gebilde »kein eigentliches Ei, sondern nur ein Ooblast« ist, der erst seiner-

seits Eier erzeugt, welche indessen nur bei den Appendicularien als solche fungiren; bei den Ascidien entwickelt sich in jedem Follikel nur ein einziges Ei, alle übrigen Eier aber werden abortiv und bilden die Testazellen. — Allein da wir jetzt die wirkliche Bildungsweise der Testazellen kennen, so besitzt diese Hypothese keine Berechtigung mehr, wesshalb wir sie verwerfen müssen.

Derselbe Verfasser hat indessen gefunden, dass in den späteren Furchungsstadien des Eies manche dieser »Abortiveier« oder Testazellen von den großen Entoblastzellen gefressen werden, denen sie folglich als Nahrung dienen. Man hätte es also hier mit derselben Erscheinung zu thun, welche TODARO (82, p. 4), BROOKS (93, p. 93) und HEIDER (93, p. 238) bei den Salpen an den Follikelzellen gefunden haben, die zwischen die Blastomeren eindringen, von welchen sie nachher in Menge aufgenommen und assimilirt werden. Wenn diese Beobachtungen richtig sind, was sich kaum bezweifeln lässt, so wird durch dieselben einiges Licht über die uns noch dunkle Bedeutung der Testazellen verbreitet. — Auch kann man aus diesem Grunde den Zweck der Einwanderung der Dotterelemente in die Testazellen von *Styela rustica* (siehe p. 236) leichter verstehen.

Bei drei zur Familie *Aplidideae* gehörenden Synascidien, nämlich *Fragarium areolatum*, *Circinalium concrescens* und *Amaroecium roseum*, bei denen sich der Embryo im Körper des Mutterthieres entwickelt, hat SALENSKY (92, p. 118 ff.) zwischen dem Fötus und der Mutter eine wirkliche Placenta gefunden, die aus einem maternalen, von der Wand der Kloake gebildeten Theil und aus einem fötalen bestand, der dem Verfasser zufolge aus umgewandelten Follikelzellen und »Kalymmocyten« (= Testazellen) stammen würde. Es ist klar, dass, wenn diese bei den betreffenden Formen gemachten Funde auch richtig sind, sie sich doch nicht auf die meisten übrigen Ascidien anwenden lassen, bei denen die Eier sich entweder im Freien oder, wie es bei *Distaplia* und *Clavelina* der Fall ist, im Mutterthier entwickeln, ohne jedoch durch eine besondere Placentabildung mit der Mutter näher vereinigt zu sein, ein Verhältnis, auf welches auch SALENSKY (92, p. 116) selbst hingewiesen hat.

MAURICE (88, p. 465), PIZON (93, p. 305 ff.) und andere Verfasser, welche sich mit diesen eigenthümlichen Zellen beschäftigt haben, sprechen denselben fast alle Bedeutung ab, indem sie nach ihnen weder bei der Bildung des Mantels noch bei dem Aufbau des Thieres im Übrigen eine Rolle spielen. Nach der Befruchtung des Eies und während der ersten Entwicklung des Embryos sammeln sie sich an

passenden Stellen, wie z. B. um den Schwanz und an anderen Punkten, wo sie den größten Raum finden und wo sie also einem möglichst geringen Druck ausgesetzt sind; sie befinden sich also zwischen dem Ektoderm und der inneren Follikelhülle. Bei der Bildung des Mantels außerhalb des Ektoderms werden sie von dem letzteren noch näher an die Follikelschicht gepresst und schließlich zugleich mit dieser als ein unnützes Organ abgestoßen.

Ich halte es für wahrscheinlich, dass die Testazellen eine Art von rudimentären Bildungen sind, welche nunmehr eine unbedeutende Rolle spielen, allein einstweilen dürfte man die Frage nach ihrer eigentlichen Funktion und ihrer richtigen Deutung gewissermaßen als eine offene bezeichnen können.

Das äußere Follikelepithel.

Geschichtliche Übersicht.

Zuletzt will ich die sog. äußere Follikelhülle, »l'épithélium folliculeux externe« (Julin), mit einigen Worten erwähnen. Diese Hülle ist zuerst von Fol (83 b, p. 98) unter dem Namen »l'enveloppe folliculaire« oder »la couche folliculaire membraniforme« beschrieben worden. Wahrscheinlich ist jedoch, dass schon Kupffer (70, Taf. VIII, Fig. 2 u. 3) und Kowalevsky (71, Taf. X, Fig. 4) diese Schicht beobachtet haben, obgleich sie dieselbe als eine strukturlose Membran ohne Kerne abgebildet haben. Fol gebührt indessen das Verdienst, den cellulären Charakter der fraglichen Schicht zuerst nachgewiesen zu haben. Wie betreffs der inneren Follikelhülle (»la couche papillaire ou spumeuse«) meint er, dass wahrscheinlich auch diese äußere Schicht vom Ei selbst auf endogenem Wege gebildet worden ist und dass sie nur in Bezug auf die Zeit ihres Auftretens und ihr allgemeines Aussehen von jener verschieden ist. Die Zellen dieser Hülle wären seiner Meinung nach nur die zuerst gebildeten Follikelzellen, welche durch die später entstandenen und mächtiger ausgebildeten Zellen der »couche spumeuse« verdrängt und abgeplattet worden seien. Übrigens hat er diese Schicht nur bei *Ciona intestinalis* beobachtet.

Nach Roule (84, p. 165, Fußnote der p. 164) ist diese von Fol beschriebene Hülle lediglich die ursprüngliche Dottermembran, außer- oder innerhalb welcher sich an verschiedenen Stellen Zellen angehäuft haben, die aus Blutkörperchen oder seltener aus Furchungszellen des Eies bestehen.

Van Beneden et Julin (87, p. 358 u. 369) sowie Julin (93 a, p. 126) haben dargethan, dass diese äußere Follikelhülle bei *Clavelina* und *Styelopsis* zu einer Zeit entsteht, wo das Ei seiner Reife nahe ist, und zwar durch eine Spaltung der sekundären [1] Follikelhülle in zwei Schichten, eine innere und eine mehr peripherische, von denen die letztere gerade das fragliche äußere Follikelepithel ausmacht.

Auch Pizon (93, p. 281 ff.) beschreibt bei den Botrylliden eine solche mito-

[1] So genannt, weil sie aus der primären durch eine Theilung derselben in eine innere, die Testazellenschicht, und eine äußere, die gerade das sekundäre Follikelepithel bildet, entstanden ist.

tisch verlaufende Spaltung des »follicule primitif« in eine äußere und eine innere Schicht, die von ihm mit den Namen »follicule externe« und »follicule interne bezeichnet werden und die offenbar den beiden Follikelschichten der einfachen Ascidien entsprechen, deren Vorhandensein der Verfasser nicht zu kennen scheint (vgl. 93, p. 283). Bei den Botrylliden haben jedoch die Zellen der äußeren Schicht im Gegensatze zu jenen der einfachen Ascidien eine mehr kubische Form, während die der inneren mehr abgeplattet sind, wenn auch nicht so sehr wie in der äußeren Follikelhülle der einfachen Ascidien.

MORGAN 90, p. 198 u. 201) endlich, der ebenfalls diese Schicht beobachtet hat, hält es für wahrscheinlich, dass sie aus Zellen des Ovarialstromas stammt, welche sich sekundär an die vorher gebildete Follikelhülle gelegt.

Mehrere andere Verfasser, welche die Bildung der Follikelzellen bei den Ascidien untersucht haben, z. B. MAURICE '88, p. 465), SALENSKY (95, p. 498) u. A., haben die betreffende Hülle nicht beobachtet oder thun wenigstens keine Erwähnung von derselben bei den Beschreibungen der Hüllen.

Eigene Beobachtungen.

Es ist mir gelungen, diese Zellenschicht bei einem großen Theile der untersuchten Formen, wie z. B. bei *Ciona*, *Clavelina*, *Styela rustica*, *Corella parallelogramma* u. A. nachzuweisen.

So findet man recht oft die Follikelkerne älterer Eier von *Styela rustica* (siehe Fig. 28, Taf. X) zwischen dem Chorion und der äußeren strukturlosen Follikelmembran alternirend angeordnet, indem jeder zweite (*I.f*), mehr abgerundet, der ersteren Membran näher liegt — falls er nicht die ganze Breite zwischen den beiden Membranen einnimmt — und die dazwischen liegenden (*A.f*), mehr ovalen und stärker abgeplatteten Kerne dicht an die äußere Membran gedrückt sind. Auf dem Schnitte ist dieses Verhalten nur in einem Theile oder an vereinzelten Stellen der Follikelhülle ausgeprägt, was jedoch leicht daraus erklärt wird, dass zwei benachbarte, alternirende Kerne oft auf zwei oder mehrere Schnitte vertheilt worden sind. Eine deutliche Membran zwischen diesen beiden Zellenschichten existirt jedoch in diesem Stadium nicht.

Bei *Ciona intestinalis* habe ich diese äußere Follikelhülle außer an konservirtem Materiale (siehe Fig. 13 *A.f*, Taf. X und Fig. 17 *A.f*, Taf. X) auch an frischem beobachtet. Betrachtet man ein älteres Ovarialei — nicht ein reifes Ei aus dem Eileiter — von der Oberfläche, so erscheint am häufigsten an denjenigen Punkten, wo drei der gewöhnlich, wenn von oben gesehen, sechsseitigen, inneren Follikelzellen zusammenstoßen, ein lichtbrechender, abgerundeter Körper, der in seinem Aussehen den degenerirten Kernen der inneren Follikelzellen sehr ähnlich, aber gewöhnlich etwas kleiner als diese ist. Von der Seite gesehen zeigt sich das erwähnte Gebilde entweder

als ein mehr abgerundeter Körper, der den Raum zwischen den etwas abgerundeten Enden der angrenzenden Follikelzellen ausfüllt, oder in Form einer linsenförmigen Anschwellung, die, wie es scheint, nach beiden Richtungen hin unmittelbar in die äußere strukturlose Follikelmembran übergeht. Diese Körper bilden in der That die Kerne der äußeren Follikelschicht. Auf Fig. 13 und Fig. 17 sieht man die betreffenden Kerne (*A.f*) als mehr oder weniger stark lichtbrechende Körper, welche zwischen den oberen Enden zweier benachbarter Follikelzellen liegen und zwar da, wo sich ihre Membranen getrennt haben.

Bei *Styela rustica* stimmten die Kerne in dem oben beschriebenen, frühen Stadium, abgesehen von ihrer Form, mit jenen der inneren Zellen nahe überein, bei *Ciona* aber sind sie in dem abgebildeten und beschriebenen Entwicklungsstadium bereits degenerirt und ähneln den in derselben Weise umgewandelten inneren Follikelzellkernen (siehe p. 199). Eine besondere Kernstruktur lässt sich bei ihnen nunmehr nicht wahrnehmen, und der ganze Inhalt färbt sich gleichmäßiger und homogener.

Wahrscheinlich ist, dass diese Zellen in der von VAN BENEDEN und JULIN angegebenen Weise durch eine mitotische Theilung der sekundären Follikelhülle entstehen. Ich habe zwar auf dem Zeitpunkte, wo die äußere Schicht entsteht, keine Mitosen bei den Follikelzellen mit Sicherheit konstatiren können, allein dies hat vielleicht seinen Grund in den oben angegebenen Verhältnissen (siehe p. 189). Stets aber finde ich die Zellen der beiden Hüllen zur erwähnten Zeit zwischen dem gut entwickelten Chorion und der strukturlosen äußeren Follikelmembran eingeschlossen, und es lässt sich meines Erachtens schwerlich denken, dass sie anders entstanden wären als gerade dadurch, dass diejenigen Zellen, welche von Anfang an zwischen diesen Membranen gelegen sind, sich in zwei Schichten getheilt haben. Es wäre freilich denkbar, dass die zwei zwischen den beiden strukturlosen Membranen eingeschlossenen Zellenschichten durch eine Umlagerung der Zellen der einschichtigen, sekundären Follikellage zu Stande gekommen wären und zwar so, dass sich gewisse Zellen an die Innenseite gelagert hätten, während die übrigen, mit jenen alternirend, mehr peripherisch gelegen und an die äußere Membran gedrückt wären. Da aber, wie es scheint, die Totalsumme der Zellen beider Follikelhüllen die der ursprünglichen, einfachen Hülle übersteigt, so setzt dies eine Vermehrung der Zellen letzterer Hülle voraus. Diese Zelltheilung braucht

aber nicht, wie es VAN BENEDEN und JULIN anzunehmen scheinen, auf einmal gleichzeitig in sämmtlichen Zellen zu geschehen, sondern kann etwa eine mehr successive sein.

Irgend ein Grund, der für den, wie es FOL annimmt, intraovulären Ursprung der betreffenden Zellen spräche, liegt nicht vor, eben so wenig wie bezüglich der primären Follikelzellen. Auch ist es nicht möglich, dass dieselben — wie seiner Meinung nach — schon vor dem Auftreten der inneren Follikelzellen vorhanden sind, da man, abgesehen von der innerhalb liegenden »Testazellenschicht«, Anfangs stets nur eine einfache Follikelschicht — das sekundäre Follikelepithel — findet.

ROULE's Vermuthung, dass die Kerne dieser Hülle außerhalb der Membran liegen und nur entweder aus Blutkörperchen oder Zellen, »qui derivent de la segmentation des ovules jeunes«, bestehen, ist eben so wenig plausibel. Zwar finde ich oft Blutkörperchen auf der Außenseite der äußeren Follikelmembran (auf Fig. 13 *Bk*, Taf. X ist ein solches abgebildet), dass sie aber mit den Kernen der äußeren Follikelhülle nichts zu schaffen haben, ist offenbar. Auf derselben Figur sieht man deutlich die Kerne dieser Hülle innerhalb der Membran. — Von einer Verwechselung mit den Furchungszellen junger (!?) Eier kann unmöglich die Rede sein, da ja die Hülle bereits vor der Furchung vorhanden ist, sich aber, wie VAN BENEDEN et JULIN (87, p. 370) nachgewiesen haben, von dem Ei bei dessen Ausfallen in den Eileiter schon losgetrennt hat und eine Befruchtung und Furchung erst nach dieser Zeit stattfindet. Bei den reifen Eiern aus dem Eileiter von *Ciona* habe ich diese Hülle um die von den inneren Follikelzellen gebildeten Papillen niemals gefunden.

Die erwähnten Verfasser haben konstatirt, dass bei der Reife der Eier von *Clavelina* und *Styelopsis* eine Trennung eben zwischen diesen beiden Follikelschichten stattfindet, wesshalb nur die innere das reife Ei begleitet, während die äußere im Ovarium zurückbleibt, wo sie jedoch bald durch eine Phagocytose resorbirt wird (vgl. JULIN, 93a, p. 127).

Aus dem, was über diese Follikelhülle gesagt ist, dürfte hervorgehen, dass sie auch nicht, wie MORGAN meint, aus Zellen im Stroma des Ovariums, die sich sekundär an die innere Follikelschicht gelegt hätten, ihren Ursprung herleiten kann.

Es giebt indessen noch eine, wenn auch unvollständige Hülle um einen Theil des Eies, welche in der That von Zellen gebildet wird,

die ursprünglich von den primären, um das junge Ei befindlichen Follikelzellen nicht stammen. Bei den meisten Formen habe ich nämlich auf der nach innen, gegen die Höhlung des Ovariums gekehrten Seite der Eier, aber niemals auf der entgegengesetzten, ein dünnes Plattenepithel mit deutlichen Kernen angetroffen. Diese Zellenschicht muss nach meiner Meinung entweder aus dem Überrest des ursprünglichen Keimepithels oder möglicherweise aus dem zwischen den verschiedenen Seitenpartien des Keimepithels liegenden Plattenepithel (siehe p. 182 ff.) entstanden sein. Dass sie nicht von den einzelnen Follikeln selbst gebildet sein kann, geht daraus hervor, dass sie sich auf der Außenseite der äußeren strukturlosen Follikelmembran auf recht langen Strecken von einem Ei zum anderen fortsetzt (siehe Fig. 28 *I.h*, Taf. X). Eine Verwechselung mit der soeben beschriebenen äußeren Follikelschicht ist desshalb unmöglich, und nicht selten finde ich z. B. bei *Styela rustica* diese beiden Schichten gleichzeitig auf der nach innen gegen die Ovarialkavität liegenden Seite des Eies (siehe dieselbe Figur).

Dass es aber nicht diese Hülle ist, auf welche sich Morgan (siehe oben p. 245) bezieht, ist daraus ersichtlich, dass die im Texte beschriebene Hülle nach seiner Abbildung (90, Pl. VIII, Fig. 6) sich rings um die Follikelschicht des Eies erstreckt. Dagegen will ich es nicht für unwahrscheinlich halten, dass er bei dem jungen Ei von *Cynthia ocellata*, welches er auf derselben Tafel, Fig. 3 abbildet und wo sich eine dünne, Kerne enthaltende Membran an der einfachen Follikelhülle vorüber fortsetzt, ein solches Plattenepithel vor sich gehabt hat, denn oft wird diese Schicht neben solchen Eiern angetroffen, welche sich in dem auf der Figur dargestellten, frühzeitigen Stadium befinden. Im Texte (90, p. 196) bezeichnet er auch diese Schicht als eine »germinal membran«.

Was van Beneden et Julin's »membrane anhyste du follicule« (87, p. 357 u. 369) betrifft, so scheint sie nichts Anderes zu sein als die mehrmals erwähnte äußere strukturlose Follikelmembran, von welcher ja das äußere Follikelepithel zunächst umgeben wird.

Was die »membrane délimitante« anlangt, die Julin (93a, p. 126) bei *Styelopsis* als eine strukturlose Membran beschreibt und die nach ihm ihren Ursprung aus demjenigen cellulären »epithélium délimitant« herleitet, das ursprünglich eine peripherische Hülle bildet, von welcher die nach innen gegen das Thier gekehrte Wand des Ovariums [»la paroi profonde du tube ovarien« (93a, p. 95)] bekleidet wird, so habe ich meine Ansicht über dieselbe schon oben ausge-

sprochen (p. 185), und sie scheint der von mir zuletzt beschriebenen Schicht, die ich immer cellulär, niemals in Form einer einfachen, kernlosen Membran gefunden habe, nicht homolog zu sein. Ich weiß nicht, ob der Verfasser diese strukturlose Membran etwa als der von ihm und VAN BENEDEN früher beschriebenen »membrane anhyste du follicule« homolog betrachtet, von der er in seiner letzten Arbeit nichts erwähnt, die aber, wie es scheint, dieselbe Lage einnimmt und dieselbe Struktur wie jene »membrane délimitante« besitzt.

Zusammenfassung.

Um die Übersicht des oben Dargestellten zu erleichtern, habe ich eine kurze Zusammenfassung der wichtigeren Schlüsse, zu denen ich gelangt bin, hier für zweckmäßig gehalten.

Die ursprünglich gemeinsame Anlage des Ovariums und des Hodens entsteht bei *Ciona intestinalis* an der Seite der Darmschlinge in der unmittelbaren Nähe der »darmumspinnenden Drüse« als ein Syncytium von Zellen, die aller Wahrscheinlichkeit nach mesenchymatischen Ursprungs sind und die durch eine einfache Reihe abgeplatteter Zellen mit der Aftergegend in Verbindung stehen.

In dieser kompakten Anlage erscheint bald eine innere Höhlung, die nach der auswärts (gegen die Körperwand) gekehrten Seite hin nur aus einer einfachen, abgeplatteten Zellenschicht, nach der einwärts (gegen das Thier) gekehrten Seite hin aber aus einer mehrschichtigen Zellenlage besteht.

Nachher theilt sich diese gemeinsame Anlage in zwei, eine größere äußere, das künftige Ovarium, und eine kleine innere, den künftigen Hoden, welche beiden Organe jedoch Anfangs in offener Verbindung mit einander stehen, später aber sich ganz und gar von einander abtrennen.

Schon bevor das Ovarium sich von dem Hoden vollständig getrennt hat, zeigt sich nahe dem hinteren Ende des ersteren auf der nach innen gekehrten Seite die Andeutung der Sonderung des hier liegenden Keimepithels in zwei Seitenpartien, ein Verhältnis, das in einem späteren Stadium noch mehr ausgeprägt wird, wenn die Verbindung zwischen den beiden Organen aufgehört hat, wobei die beiden Keimschichten je einen Seitentheil der nach innen gekehrten Wand des Ovariums einnehmen und in der Mittellinie durch ein Band von Plattenepithel getrennt werden.

Anfänglich einfach und ungelappt, theilt sich die Ovarialanlage von *Ciona* bald in eine Anzahl Lappen, deren einwärts gegen die

Ovarialkavität gekehrte Wände mit Keimepithel bekleidet sind, während die zwischen den Lappen befindlichen Wände von einem Plattenepithel eingenommen werden.

Wesentlich denselben Bau weist auch das fertiggebildete Ovarium von *Ciona* auf. Bei *Clavelina* wie auch bei *Styelopsis* bleibt das Ovarium das ganze Leben hindurch ungelappt und zeigt eine deutliche Vertheilung des Keimepithels in zwei durch ein Plattenepithel getrennte Seitenpartien (wie in dem früheren Stadium von *Ciona*); bei *Styela rustica* und *Cynthia echinata* macht sich ebenfalls eine solche Vertheilung des Keimepithels bemerkbar, allein das Ovarium ist hier in eine Anzahl dicht an einander gedrückter Lappen getheilt. In den fertiggebildeten Ovarien der übrigen untersuchten Formen habe ich keine solche Anordnung des Keimepithels beobachtet, möglich ist jedoch, dass in den früheren embryonalen Stadien ein solcher Bau des Organs sich auch bei ihnen wie bei *Ciona* nachweisen lässt.

In den früheren embryonalen Stadien sind die Zellen des Keimepithels, welche aus Elementen des ursprünglichen Syncytiums entstanden sind, einander in Größe und Aussehen gleich, gegen Ende der embryonalen Entwicklung aber tritt bei diesen Zellen eine Differenzirung ein, so dass ungleichwerthige Elemente entstehen.

Im Keimepithel des fertiggebildeten Ovariums sind demnach gleichzeitig wenigstens zwei verschiedene Arten von Zellen als selbständige Bildungen neben einander vorhanden und zwar theils größere, mehr abgerundete Zellen mit gleichfalls großen, meistentheils sphärischen Kernen, theils kleinere mit mehr oder weniger ovalen Kernen. Jene machen die jungen Eier, diese die primären Follikelzellen aus.

Außerdem werden am Übergange des Keimepithels in das Cilienepithel, welches den auswärts gekehrten Theil der Ovarialkavität begrenzt, ziemlich undifferenzirte Zellen einer dritten Art angetroffen, welche vielleicht die Mutterzellen sowohl der Ei- als der Follikelzellen darstellen und von denen etwa während der ganzen Entwicklung neue Ei- und Follikelzellen gebildet werden.

Bei Formen mit einer bilateralen Anordnung des Keimepithels ist die Entwicklung innerhalb desselben eine dorso-ventrale oder im Allgemeinen eine von außen nach innen verlaufende.

Ursprünglich im eigentlichen Keimepithel eingeschlossen, werden die Eier während der ferneren Entwicklung nach außen gegen die Peripherie des Ovariums verschoben, dabei die dieselben umgebende

Follikelzellenlage mitschleppend, welche sich dadurch in die Wand einer hohlen, längeren oder kürzeren, stielähnlichen Verlängerung fortsetzt, deren Lumen in die innere Höhlung des Ovariums mündet und deren Wand unmittelbar in die Wände der Ovarialkavität übergeht.

Bisweilen findet man zwei Eier in einer gemeinsamen Follikelkapsel eingeschlossen.

Die Follikelzellen sind Anfangs nur wenig an der Zahl und liegen an der Peripherie des Eies zerstreut, ohne deutliche Membranen weder nach außen noch nach innen gegen den Dotter, in dessen oberflächliche Schicht sie häufig wie eingesenkt erscheinen. Nachher nehmen sie an Zahl zu, stellen eine geschlossene Hülle um das Ei dar und sondern auf ihrer einwärts gegen das Ei gekehrten Seite eine strukturlose Membran, das Chorion, auf ihrer äußeren Seite eine ähnliche, die strukturlose äußere Follikelmembran, ab. Etwas später treten zwischen den Follikelzellen in radialer Richtung deutliche Membranen hervor.

In früheren Stadien abgeplattet, werden die Follikelzellen nachträglich höher und gewöhnlich sechsseitig prismatisch. Bei denjenigen Formen, deren Eier ihre Embryonalentwicklung im Freien durchlaufen, wachsen die (inneren) Follikelzellen schließlich zu längeren (*Ciona*) oder kürzeren (*Ascidia*, *Ascidiella* und *Corella*) Papillen aus, welche Bildungen bei denjenigen Formen fehlen, wo die Entwicklung des Embryos innerhalb des Mutterthieres stattfindet. Im Zusammenhang mit der Papillenbildung erscheint eine Vacuolenbildung im Protoplasma der Follikelzellen.

Die Kerne der Follikelzellen sind auf späteren Entwicklungsstufen oft einer Degeneration in Form einer Chromatolyse unterworfen, welche in einer Umwandlung des Chromatins zu einer einzigen, homogenen, lichtbrechenden Masse oder in einer Auflösung desselben in eine Anzahl Körner besteht, wobei die Kernmembran gleichzeitig verschwindet. Mitunter erfahren die Kerne solche degenerativen Veränderungen, nachdem sie vorher in den Dotter des Eies eingewandert, welches dann ebenfalls seinem Untergange entgegengeht.

Das Protoplasma der jüngsten Eier ist hell und durchsichtig mit zerstreuten Körnchen in einer hellen Zwischensubstanz. In einem etwas späteren Stadium nehmen die Körnchen an Zahl zu und verleihen dem Plasma ein feingranulirtes Aussehen. Ungefähr um die Zeit, wo die Eier ihre halbe Größe erreicht haben, tritt die Bildung

der eigentlichen Dotterkugeln ein; dieselbe geht im Allgemeinen von der Nähe des Keimbläschens aus und schreitet gegen die Peripherie des Eies fort. Die Dotterkugeln lassen sich durch Eosin färben, darin von den vorher auftretenden Körnchen abweichend, welche das Hämatoxylin begieriger in sich aufnehmen.

Was einige Verfasser veranlasst hat, einen intraovulären Ursprung für die Follikelzellen anzunehmen, ist ohne Zweifel das Vorkommen von mehr oder weniger zahlreichen Chromatinkörperchen im Dotter der Eier. Diese Gebilde stammen von Nebennucleolen im Keimbläschen ab, die ihrerseits aller Wahrscheinlichkeit nach ihren Ursprung aus Hauptnucleolen herleiten und die durch die Kernmembran in den Dotter hinauswandern, wo sie sich häufig mit einer hellen Zone umgeben. Diese intravitellinen Körper treten im Ei erst dann auf, wenn dasselbe schon von den Follikelzellen umgeben ist, wesshalb diese Zellen nicht aus ersteren entstanden sein können, und sie verschwinden vor dem Eintritt der Dotterbildung.

Die Testazellen haben wie die Follikelzellen einen extraovulären Ursprung und sind nichts Anderes als Follikelzellen, die von dem primären Follikelepithel her nach innen gegen den Dotter verschoben worden sind und sich dann von ihrem Mutterboden, der nunmehr als das sekundäre Follikelepithel bezeichnet wird, abgelöst haben. Die betreffenden Zellen bilden sich erst nach der Entstehung der Chorionmembran. Bald stellen sie eine geschlossene Schicht innerhalb des sekundären Follikelepithels dar (*Ciona*), bald sind sie in der Peripherie des Dotters zerstreut, wo sie häufig so zu sagen eingesenkt sind (*Corella*, Fam. *Cynthiidae*).

Ähnlich wie die Follikelzellen werden auch die Testazellen sehr oft einer Degeneration ausgesetzt: die Kerne sind einer Chromatolyse unterworfen, und im Protoplasma entstehen mitunter größere Höhlungen (*Corella*). Nicht selten wandern sie in den Dotter ein, wo sie sogar bis an das Keimbläschen herandringen können. Vor der Reife der Eier werden jedoch alle Testazellen aus dem Dotter ausgestoßen und bilden nunmehr um das Ei die Gallertschicht früherer Verfasser.

Die Testazellen sind muthmaßlich als rudimentäre Bildungen anzusehen, welche keine bedeutendere Rolle spielen.

Nach der Bildung der Testazellen entsteht um das Ei noch eine dritte Hülle, nämlich das äußere Follikelepithel. Diese Schicht kommt dadurch zu Stande, dass das sekundäre Follikelepithel sich in zwei Schichten theilt, von denen die eine, mehr peripherisch liegende

eben dieses äußere Follikelepithel ausmacht, während die innerhalb desselben gelegene das innere Follikelepithel bildet. Die äußere Follikelhülle ist stark abgeplattet und liegt der äußeren strukturlosen Follikelmembran dicht an. Die Kerne dieser Hülle degeneriren bald.

Bei dem Ausfallen der reifen Eier in den Eileiter rücken das innere und das äußere Follikelepithel aus einander, wesshalb letzteres das Ei nicht begleitet, sondern im Ovarium zurückbleibt.

Auf der nach innen gegen die Höhlung des Ovariums gekehrten Seite der Eier ist häufig eine dünne, mit Kernen versehene Membran zu finden, die jedoch niemals eine geschlossene Hülle um das Ei bildet und die wahrscheinch einen Überrest der die innere Höhlung des Ovariums begrenzenden Zellenschicht ausmacht.

Upsala, im September 1895.

Litteraturverzeichnis[1].

L. AUERBACH (91), Über einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanzen, nebst Bemerkungen zum Bau der Eier und Ovarien niederer Wirbelthiere. Sitz.-Ber. d. k. Preuß. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. Halbb. II. Berlin 1891. p. 713.

E. G. BALBIANI (83), Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'oeuf chez les Géophiles. Zool. Anz. T. VI. Nr. 155 u. 156. Leipzig 1883. p. 658, 676.

Idem. (93), Centrosome et »Dotterkern«. Journ. de l'Anat. et de la Phys. An. XXIX. Paris 1893. p. 145.

CH. VAN BAMBEKE (93), Contribution à l'histoire de la constitution de l'oeuf. II. Élimination d'éléments nucléaires dans l'oeuf de Scorpaena scrofa. Arch. de Biol. T. XIII. Fasc. I. Gand et Leipzig. Paris 1893. p. 89.

E. VAN BENEDEN et CH. JULIN (87), Recherches sur la morphologie des Tuniciers. Arch. de Biol. T. VI. Gand et Leipzig. Paris 1887. p. 237.

TH. BOVERI (90), Zellenstudien. 3. Heft. Jena 1890.

A. BRAUER (93), Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII, 1. Heft. Bonn 1893. p. 153.

W. K. BROOKS (93), The Origin of the Organs of Salpa. Johns Hopkins University Circul. Vol. XII. No. 106. Baltimore, June 1893. p. 93.

J. CARUS (50), Über die Entwicklung des Spinneneies. Diese Zeitschr. Bd. II. 1850. p. 97.

CAULLERY (94 a), Sur les Ascidies composées du genre Distaplia. Compt. Rend. de l'Acad. des Sc. T. CXVIII. Paris 1894. p. 598.

[1] Mit einem * bezeichne ich solche Werke, die mir nicht zugänglich gewesen sind und deren Inhalt mir nur durch die Referate anderer Verfasser bekannt geworden ist.

CAULLERY (94b), Sur la dégénérescence des produits génitaux chez les Polyclinidés. Compt. Rend. de l'Acad. des Sc. T. CXVIII. Paris 1894. p. 666.

L. CHABRY (87), Contribution à l'embryologie normale et tératologique des Ascidies simples. Journ. de l'Anat. et de la Phys. Bd. XXIII. Paris 1887. p. 167.

M. v. DAVIDOFF (87), Über freie Kernbildung in Zellen. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Phys. München. 1. Hft. 1887. p. 32.

Idem (89), Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte d. Distaplia magnilarva. Mittheil. aus der zool. Stat. zu Neapel. Bd. IX, 1. Heft. Berlin 1889. p. 113.

TH. EIMER (75), Über amöboide Bewegungen des Kernkörperchens. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI. Bonn 1875. p. 325.

H. H. FIELD (93), Über die Art der Abfassung naturwissensch. Litteraturverzeichnisse. Biol. Centralbl. Bd. XIII. Leipzig 1893. p. 753.

W. FLEMMING (82), Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung. Leipzig 1882.

Idem (85), Über die Bildung von Richtungsfiguren in Säugethiereiern beim Untergang GRAAF'scher Follikel. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 3. u. 4. Hft. Leipzig 1885. p. 221.

Idem (89), Das Ei von Ascidia canina. Verhandl. der Anat. Gesellsch. auf der III. Versammlung in Berlin. Jena 1889. In: Anat. Anz. Ergänzungsheft zum IV. Jahrg. 1889. p. 13.

Idem (92a), Über Unsichtbarkeit lebendiger Kernstrukturen. Anat. Anz. Nr. 23. 24. Jena 1892. p. 758.

Idem (92b), Art. II. Zelle. In: Ergebnisse der Anat. und Entwicklungsgesch., herausgeg. von F. MERKEL und R. BONNET. Bd. I. 1891. Wiesbaden 1892. p. 43.

H. FOL (77), Sur la formation des oeufs chez les Ascidies. Journ. de Micrographie. 1re an. No. 7. Paris, Nov. 1877.

Idem. (83a), Sur l'origine des cellules du follicule et de l'ovule chez les Ascidies et chez d'autres animaux. Compt. Rend. de l'Acad. des Sc. T. XCVI. Paris 1883. p. 1591.

Idem (83b), Sur l'oeuf et ses enveloppes chez les Tuniciers. Rec. zool. suisse. T. I. No. 1. Genève-Bâle 1883. p. 91.

M. GANIN (70), Neue Thatsachen aus der Entwicklungsgesch. der Ascidien. Diese Zeitschr. Bd. XX. Leipzig 1870. p. 512.

A. GIARD (72a), Étude critique d. travaux d'embryogénie relatifs à la parenté des Vertébrés et des Tuniciers. Arch. de Zool. expérim. et gén. T. I. Paris 1872. p. 233.

Idem (72b), Recherches sur les Ascidies comp. ou Synascidies. Ibidem. p. 501.

Idem (81), Sur l'embryogénie d. Asc. du genre Lithonephria. Compt. Rend. de l'Acad. des Sc. T. XCII. Paris 1881. p. 1350.

W. HÄCKER (93), Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. II. Über die Funktion des Hauptnucleolus etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII, 2. Hft. Bonn 1893. p. 279.

K. HEIDER (93), Über die Bedeutung der Follikelzellen in der Embryonal-Entwicklung der Salpen. Sitzungsber. der Gesellsch. naturforsch. Freunde zu Berlin. Nr. 9. 1893. p. 232.

C. HELLER (75), Untersuchung über die Tunicaten des adriatischen Meeres. 2. Abth. Denkschr. d. kais. Akad. d. Wissensch. Math.-naturw. Kl. Bd. XXXIV. Abth. 2. Wien 1875. p. 107.

J. HENLE (82), Zur Entwicklung der Krystalllinse und zur Theilung des Zellkerns. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX. Bonn 1882. p. 413.

L. F. HENNEGUY (93), Le corps vitellin de Balbiani dans l'oeuf des Vertébrés. Journ. de l'Anat. et de la Phys. An. XXIX. Paris 1893. p. 1.

W. A. HERDMAN (92), A revised Classification of the Tunicata with Definitions of the Orders, Suborders etc. and analytical Keys to the Species. Journ. of the Linn. Soc. Zool. Vol. XXIII. No. 148. London 1892. p. 558.

O. HERTWIG (73), Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Cellulosemantels der Tunicaten. Akad. Preisschr. Jen. Zeitschr. f. Med. u. Naturwissensch. Bd. VII. Leipzig 1873. p. 46.

Idem (78), Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. III. Theil. II. Abth. Morphol. Jahrb. Bd. IV. Leipzig 1878. p. 177.

Idem (90), Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. 3. Aufl. Jena 1890.

Idem (92), Die Zelle und die Gewebe. Jena 1892.

CH. JULIN (92), Les Ascidiens des côtes du Boulonnais I. ser. Bull. scient. de la France et de la Belg. T. XXIV. Paris 1892. p. 208.

Idem (93a), Structure et développement d. glandes sexuelles; ovogénèse, spermatogénèse et fécondation chez Styelopsis grossularia. Ibidem. T. XXV. 1re part. Paris 1893. p. 93.

Idem (93b), Le corps vitellin de Balbiani et les éléments de la cellule des Métazoaires qui correspondent au Macronucleus d. Infusoires ciliés. Ibid. p. 295.

J. KIAER (93), Oversigt over Norges Ascidiae simplices. I commission hos Jacob Dybwad. Christiania 1893. Und in: Christ. Vidensk. Selskabs Forhandl. 1893. No. 9.

E. KORSCHELT u. K. HEIDER (93), Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Spec. Theil. 3. Hft. Jena 1893.

A. KOWALEVSKY (66), Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. Mém. de l'Acad. des Sc. de St. Pétersbourg. Sér. 7. T. X. No. 15. 1866.

Idem (71), Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VII. Bonn 1871. p. 101.

Idem (74), Sur le bourgeonnement du Perophora Listeri Wiegm. Rev. de Sc. Nat. T. III. No. 2. Montpellier, Paris 1874. p. 213.

Idem (92), Einige Beiträge zur Bildung des Mantels der Ascidien. Mém. de l'Acad. des Sc. de St. Pétersbourg. T. XXXVIII. No. 10. St. Pétersbourg 1892.

A. KROHN (52), Über die Entwicklung der Ascidien. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Medicin. Jahrg. 1852. Berlin 1852. p. 312.

C. KUPFFER (70), Die Stammverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VI. Bonn 1870. p. 115.

Idem (72), Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. Ibid. Bd. VIII. Bonn 1872. p. 358.

Idem (75), Tunicata. Jahresber. der Kommission zur wissensch. Untersuchung der deutschen Meere in Kiel 1872—1873. 2. u. 3. Jahrg. Berlin 1875. p. 197.

H. LACAZE-DUTHIERS (74), Les Ascidies simples des côtes de France. Arch. de Zool. exp. et gén. T. III. Paris 1874. p. 119 u. 531.

F. Leydig (88), Beiträge zur Kenntnis des thierischen Eies im unbefruchteten Zustande. Zool. Jahrbücher. Abth. f. Anat. u. Ontogenie. Bd. III, 2. Heft. Jena 1888. p. 287.

Ch. Maurice (88), Étude monographique d'une espèce d'Ascidie composée (Fragaroïdes aurantiacum n. sp.). Arch. de Biol. T. VIII. Gand et Leipzig. Paris 1888. p. 205.

Ch. Maurice et Schulgin (84), Embryogénie de l'Amaroecium proliferum. Ann des Sc. Nat. T. XVII. Paris 1884. Article No. 2.

E. Metschnikoff (72), Zur Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. Diese Zeitschr. Bd. XXII. Leipzig 1872. p. 339.

F. Meves (94), Über die Metamorphose der Attraktionssphäre in den Spermatogonien von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIV. Bonn 1894. p. 119.

H. Milne-Edwards (42), Observations sur les Asc. comp. des côtes de la Manche. Mém. de l'Acad. des Sc. de l'Inst. de France. T. XVIII. Paris 1842. p. 217.

*Idem (67), Rapports sur les progrès réc. des sc. zool. en France. Paris 1867.

T. H. Morgan (90), The origin of the Test-cells of Ascidians. Journ. of. Morphol. Vol. IV. No. 2. Boston 1890. p. 195.

O. F. Müller (1776), Zoologiae Danicae Prodromus. Havniae 1776.

Idem (1777–1780), Zool. Danica seu animalium Daniae et Norvegiae rariorum etc. icones. Fasc. I u. II. Hafniae 1777—1780.

A. Pizon (93), Histoire de la blastogénèse chez les Botryllidés. Ann. des Sc. Nat. Zool. T. XIV. Paris 1893. p. 1.

Playfair McMurrich (82), Sur l'origine des »cellules de test« dans l'oeuf d'Ascidie. Ref. in: Arch. de Zool. exp. et gén. T. X. Paris 1882. p. LXII.

G. Rein (83), Beiträge zur Kenntnis der Reifungserschein. und Befruchtungsvorgänge am Säugethiereie. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII. Bonn 1883. p. 233.

L. Roule (83), La structure de l'ovaire et la formation des oeufs chez les Phallusiadées. Compt. Rend. de l'Acad. des Sc. T. XCVI. Paris 1883. p. 1069.

Idem (84), Recherches sur les Asc. simples des côtes de Provence. Ann. du Mus. d'Hist. nat. de Marseille. Zool. T. II. Mém. No. 1. Marseille 1884.

Idem (85), Sur le développement des enveloppes ovulaires chez les Tuniciers. Rec. zool. Suisse. T. II. No. 1. Genève-Bâle 1885. p. 195.

A. Sabatier (83a), Recherches sur l'oeuf des Ascidiens. Rev. des Sc. Nat. Sér. 3. T. II. Montpellier, Paris 1883. p. 348.

Idem (83b), De l'ovogénèse chez les Ascidiens. Compt. Rend. de l'Acad. des Sc. T. XCVI. Paris 1883. p. 799.

Idem (84), Sur les cellules du follicule et les cellules granuleuses chez les Tuniciers. Rec. zool. suisse. T. I. No. 3. Genève-Bâle 1884. p. 423.

W. Salensky (83), Neue Untersuchungen über die embryonale Entwicklung der Salpen. Mittheil. aus der zool. Station zu Neapel. Bd. IV. Leipzig 1883. p. 90 u. 327.

Idem (92), Über die Thätigkeit der Kalymmocyten (Testazellen) bei der Entwickl. einiger Synascidien. Festschr. zum 70. Geburtstage Rud. Leuckart's. Leipzig 1892. p. 109.

W. SALENSKY (94 u. 95), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Synascidien. I. Mittheil. aus der zool. Stat. zu Neapel. Bd. XI, 3. u. 4. Hft. Leipzig 1894, 1895. p. 368 u. 488.

O. SEELIGER (82), Zur Entwicklungsgeschichte der Ascidien: Eibildung und Knospung von Clavelina lepadiformis. Sitzungsber. d. Math.-naturw. Kl. d. kais. Akad. d. Wissensch. Bd. LXXXV, 5. Hft. Wien 1882. p. 361.

C. SEMPER (75), Über die Entstehung der geschicht. Cellulose-Epidermis der Ascidien. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Inst. zu Würzburg. Bd. II. Würzburg 1875. p. 1.

P. STEPANOFF (69), Über die Entwicklung der weiblichen Geschlechtselem. von Phallusia. Bull. de l'Acad. des Sc. de St. Pétersbourg. T. XIII. 1869. p. 209.

T. TODARO (82), Sur les premiers phénomènes du développement des Salpes. Arch. Ital. Biol. Turin. T. II. 1882. p. 1.

M. P. A. TRAUSTEDT (79—80), Oversigt over de fra Danmark og dets nordlige Bilande kjendte Asc. simpl. Videnskabl. Meddelels. fra Naturh. Foren. i Kjöbenhavn for 1879—1880. Kjöbenhavn 1879—1880. p. 397.

Idem (83), Die einfachen Ascidien (Asc. simpl.) des Golfes von Neapel. Mittheil. aus der zool. Station zu Neapel. Bd. IV. 4. Hft. Leipzig 1883. p. 448.

M. USSOW (75), Zoologisch-embryologische Untersuchungen. Arch. f. Nauturgesch. 41. Jahrg. Bd. I. Berlin 1875. p. 1.

A. WEISMANN u. C. ISHIKAWA (89), Über die Paracopulation im Daphnidenei sowie über Reifung und Befruchtung desselben. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. u. Ontog. Bd. IV. 1. Hft. Jena 1889. p. 155.

L. WILL (84), Über die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibien und Insekten. Zool. Anz. Bd. VII. Leipzig 1884. p. 272, 288.

Idem (85), Bildungsgeschichte und morphol. Werth des Eies von Nepa cinerea L. und Notonecta glauca L. Diese Zeitschr. Bd. XLI. Leipzig 1885. p. 311.

Idem (86), Oogenetische Studien. I. Die Entstehung des Eies von Colymbetes fuscus L. Ibid. Bd. XLIII. 1886. p. 329.

W. v. WITTICH (45), Observationes quaedam de Aranearum ex ovo evolutione. Diss. inaug. Halis 1845.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel X.

Sämmtliche Figuren sind unter Benutzung der ABBE'schen Camera entworfen.

Fig. 1. *Ciona intestinalis.* Querschnitt durch die Anlage der Genitaldrüse, *Ga*; *As*, Außenseite; *Is*, Innenseite derselben; *M*, Mesenchymzelle; *Dr*, »darmumspinnende Drüse«. — PERÉNY's Flüssigkeit, Boraxkarmin. NACHET Oc. 2, Obj. 7. In gleicher Höhe mit dem Mikroskoptisch gezeichnet.

Fig. 2. *Ciona intestinalis.* Querschnitt durch eine etwas ältere Anlage der

Genitaldrüse. *As*, *Is* und *Dr* siehe Fig. 1. *H*. innere Höhlung; *K*. abgeplatteter Kern in der die Höhlung nach innen begrenzenden Zellenschicht. — PERÉNY's Flüssigkeit, Boraxkarmin. NACHET Oc. 2, Obj. 7. In gleicher Höhe mit dem Mikroskoptisch gezeichnet.

Fig. 3. *Ciona intestinalis.* Optischer Längsschnitt durch die Ovarialanlage. *Ov*, und die Hodenanlage, *H*, in deren gegenseitiger Lage. — PERÉNY's Flüssigkeit, Isolationspräparat. NACHET Oc. 2, Obj. 7. In gleicher Höhe mit dem Mikroskoptisch gezeichnet.

Fig. 4. *Ciona intestinalis.* Querschnitte durch die Genitaldrüsenanlage an der Mündung der Hodenanlage in die Ovarialanlage. *Ov* und *H* siehe Fig. 3. *As* und *Is* siehe Fig. 1. — PERÉNY's Flüssigkeit. Hämatoxylin. NACHET Oc. 2, Obj. 7. In gleicher Höhe mit dem Mikroskoptisch gezeichnet.

Fig. 5. *Ciona intestinalis.* Querschnitt nahe dem hinteren Ende der Ovarialanlage. *As* und *Is* siehe Fig. 1. $Ke_{,}$ und $Ke_{,,}$ die beiden Anlagen des Keimepithels. — PERÉNY's Flüssigkeit, Hämatoxylin. NACHET Oc. 2, Obj. 7. In gleicher Höhe mit dem Mikroskoptisch gezeichnet.

Fig. 6. *Ciona intestinalis.* Querschnitt nahe dem hinteren Ende einer etwas älteren Ovarialanlage als vorige. *As* und *Is* siehe Fig. 1. $Ke_{,}$ und $Ke_{,,}$ siehe Fig. 5. *K*, abgeplatteter Kern an der äußeren Begrenzung des Keimepithels. — PERÉNY's Flüssigkeit, Hämatoxylin + Eosin. NACHET Oc. 2, Obj. 7. In gleicher Höhe mit dem Mikroskoptisch gezeichnet.

Fig. 7. *Clavelina lepadiformis.* Querschnitt durch ein fertiggebildetes Ovarium. *As* und *Is* siehe Fig. 1. *Ke*, Keimepithel; *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, *g* und *h*, Eier mit Follikelzellen in verschiedenen Entwicklungsstadien. — PERÉNY's Flüssigkeit, Hämatoxylin + Eosin. NACHET Oc. 2, Obj. 5. In gleicher Höhe mit dem Mikroskoptisch gezeichnet.

Fig. 8. *Styela rustica.* Querschnitt durch einen Theil des Ovariums. *Ke*. siehe Fig. 7. *E*, Eier im Keimepithel; *Fz*. Follikelzellen; *I.z*, indifferente Zellen am Übergang des Keimepithels in das Cilienepithel, *Ce*. — Sublimat-Essigsäure. Hämatoxylin + Eosin. NACHET Oc. 2, Obj. 7. Details mit HARTNACK's homog. Immers. Nr. 2. Projektion auf den Tisch.

Fig. 9. *Clavelina lepadiformis.* Zwei Eier innerhalb einer und derselben Follikelhülle. *Fz* siehe Fig. 8; *Tz*, Testazellen. — PERÉNY's Flüssigkeit, Hämatoxylin + Eosin. NACHET Oc. 2, Obj. 5. Details mit HARTNACK's Wasserimmers. Nr. 10 gezeichnet. Projektion auf den Tisch.

Fig. 10. *Clavelina lepadiformis.* Jüngeres Ei. *Fk*. Follikelzellkerne. scheinbar in der Außenschicht des Dotters liegend. — Pikrin-Essigsäure, Hämatoxylin. NACHET Oc. 2, Obj. 7. Details mit HARTNACK's Wasserimmers. Nr. 10. Projektion auf den Tisch.

Fig. 11. *Corella parallelogramma.* Jüngeres Ei. *Fm*, die strukturlose äußere Follikelmembran; *Sr*, geschrumpfte Partien der peripherischen Schicht des Dotters. — Pikrinsalpetersäure, Bismarckbraun. NACHET Oc. 2, Obj. 7. Projektion auf den Tisch.

Fig. 12. *Ciona intestinalis.* Etwas älteres Ei. *Hn*, Hauptnucleolus; *Nn*, Nebennucleolus; *I.k*, intravitelliner Körper; *Fz* und *Tz* siehe Fig. 8 u. 9. Follikelzellen mit beginnender Vacuolenbildung. Testazellen zum Theil in Bildung begriffen. — PERÉNY's Flüssigkeit, Hämatoxylin. NACHET Oc. 2, Obj. 7. Projektion auf den Tisch.

Fig. 13. *Ciona intestinalis.* Älteres Ovarialei. *N*. der stärker lichtbrechende Theil des Hauptnucleolus; *Pn*, der weniger stark lichtbrechende Theil; *Tz* siehe

Fig. 9; *I.f*, inneres Follikelepithel; *A.f*, äußeres Follikelepithel; *Fm* siehe Fig. 11; *Kp*. Kunstprodukt. — Pikrinsalpetersäure, Hämatoxylin. NACHET Oc. 2, Obj. 7, Details mit HARTNACK's homog. Immers. Nr. 2. Projektion auf den Tisch.

Fig. 14. *Corella parallelogramma.* Älteres Ovarialei. *Fz* und *Tz* siehe Fig. 8 u. 9. *E.tz*, in den Dotter eingewanderte Testazelle. — Pikrinsalpetersäure, NACHET Oc. 2, Obj. 7. Projektion auf den Tisch.

Fig. 15. *Styela rustica.* Theile der Follikel- und Testazellenschichten sammt der äußersten Dotterschicht. *Fz* und *Tz* siehe Fig. 8 u. 9; *D.f*, degenerirte Follikelzellkerne; *Dk*, Dotterkugeln; *Zs*, Zwischensubstanz zwischen den Dotterkugeln. — Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin + Eosin. NACHET Oc. 2, Obj. 7. Details mit HARTNACK's Wasserimmers. Nr. 10. In gleicher Höhe mit dem Mikroskoptisch gezeichnet.

Fig. 16. *Styela rustica.* Eier mit in Bildung begriffenen Testazellen, *Tz'*. *Tz*, Testazelle, durch eine Membran von der Follikelzellenschicht abgetrennt; *Fz* siehe Fig. 8; *Ch*, Chorionmembran. Nucleolus des Keimbläschens vom Schnitte nicht getroffen. — Sublimat-Essigsäure. Hämatoxylin + Eosin. NACHET Oc. 2, Obj. 7. Projektion auf den Tisch.

Fig. 17. *Ciona intestinalis.* Älteres Ovarialei. *Hn* und *Nn* siehe Fig. 12; *V*, große Vacuole im Hauptnucleolus; *Tzgr*, Gruppen von Testazellen; *I.f* und *A.f* siehe Fig. 13; *Kp* siehe Fig. 13. — Pikrinsalpetersäure, Hämatoxylin. NACHET Oc. 2, Obj. 7. Projektion auf den Tisch.

Fig. 18. *Corella parallelogramma.* Keimbläschen mit Hauptnucleolus und drei Nebennucleolen, Hauptnucleolus mit knospenähnlicher Ausbuchtung, *Kn*; *Hn* und *Nn* siehe Fig. 12. — NACHET Oc. 2, Obj. 7. Gezeichnet nach lebendem Materiale, Projektion auf den Tisch.

Fig. 19 u. 20. *Ciona intestinalis.* Hauptnucleolen mit knospenähnlichen Ausbuchtungen. *Hn* siehe Fig. 12; *Kn* siehe Fig. 18. — Pikrinschwefelsäure. NACHET Oc. 2, Obj. 7. Projektion auf den Tisch.

Fig. 21. *Ciona canina.* Hauptnucleolus mit knospenähnlicher Ausbuchtung. *Hn* siehe Fig. 12; *Kn* siehe Fig. 18. — Chrom-Osmium-Essigsäure, Safranin + Gentianaviolett. NACHET Oc. 2, Obj. 7. Projektion auf den Tisch.

Fig. 22. *Ciona intestinalis.* Keimbläschen mit Hauptnucleolus, *Hn*, einem Nebennucleolus, *Nn*, gänzlich innerhalb der Kernmembran, einem in Wanderung durch die Membran hinaus begriffenen, *Ck*, und einem unmittelbar außerhalb derselben, *Ik*. — HERMANN'sches Gemisch. NACHET Oc. 2, HARTNACK's Wasserimmers. Nr. 10. Projektion auf den Tisch.

Fig. 23 u. 24. *Ascidiella venosa.* Keimbläschen mit Nebennucleolen, in Wanderung durch die Kernmembran hinaus begriffen. *Hn* siehe Fig. 12; *Ck* siehe Fig. 22. — Chrom-Osmium-Essigsäure, Safranin + Gentianaviolett. HARTNACK Oc. 2, homog. Immers. Nr. 2. In gleicher Höhe mit dem Mikroskoptisch gezeichnet.

Fig. 25. *Molgula sp.* Attraktionssphäre. *Ckr*, Centralkörper; *St*, Strahlen; *Dk* siehe Fig. 15. — Chrom-Essigsäure. NACHET Oc. 2, Obj. 7. In gleicher Höhe mit dem Mikroskoptisch gezeichnet.

Fig. 26. *Styela rustica.* Testazelle. *Tk*, ihr Kern; *Kr*, durch Hämatoxylin gefärbte Körper im Protoplasma; *Dk* siehe Fig. 15. — Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin + Eosin. HARTNACK Oc. 2, homog. Immers. Nr. 2. Projektion auf den Tisch.

Fig. 27. *Cynthia echinata.* Degenerirte Testazelle. *Krn*, durch Eosin gefärbte Körnchen, aus dem durch Chromatolyse degenerirten Kern stammend.

Dk siehe Fig. 15. — Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin + Eosin. NACHET Oc. 2, Obj. 7. Projektion auf den Tisch.

Fig. 28. *Styela rustica.* Theile der Follikelhüllen zweier an einander grenzender Eier. *A.f* u. *I.f* siehe Fig. 13. *Dk* siehe Fig. 15. *I.h*, kernhaltige Hülle an der nach innen gegen die Höhlung des Ovariums gekehrten Seite. Sublimat-Essigsäure. NACHET Oc. 2, Obj. 7. Projektion auf den Tisch.

Fig. 29. *Cynthia echinata.* In Degeneration begriffenes Ei mit eingewanderten Follikelzellkernen, *E.f.* *E.f'*, Kern, dessen Chromatin an der Kernperipherie angehäuft ist; *D.f*, degenerirte Kerne ohne Membran und aus Häufchen von Chromatinkörnern bestehend; *Ckr*, zerstreute Chromatinkörner; *Fz* siehe Fig. 8. Sublimat-Essigsäure. NACHET Oc. 2, Obj. 7. Details mit HARTNACK's Wasserimmersion Nr. 10. In gleicher Höhe mit dem Mikroskoptisch gezeichnet.

Inhaltsverzeichnis.

Die Entwicklung der Skulptur und der Zeichnung bei den Gehäuseschnecken des Meeres.

Von

Gräfin Maria von Linden.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Tübingen.)

Mit Tafel XI.

Den Untersuchungen über die Bedeutung der Thierzeichnung für die Systematik liegt eine im Jahre 1881 erschienene Arbeit EIMER's »Untersuchungen über das Variiren der Mauereidechse« zu Grunde. Der Verfasser liefert darin den Nachweis, dass die Zeichnung der Thiere als sicheres Mittel zur Erkenntnis ihrer verwandtschaftlichen Beziehungen betrachtet werden kann und vielfach in auffallender Abhängigkeit zu den morphologischen Eigenschaften der Thiere steht. Aus diesem ersten Werke ergeben sich aber auch noch andere Thatsachen von weittragender Bedeutung, die den Verfasser zu dem Schlusse führen, dass auch in Bezug auf die Zeichnung nicht die kleinste Abänderung am Einzelthier zufällig ist, dass alle Abänderungen wenigen, ganz bestimmten Richtungen folgen (Orthogenesis), welche die Entwicklungsrichtungen darstellen, die im Weiteren, dadurch nämlich, dass durch Stehenbleiben auf bestimmten Stufen der Entwicklung Trennungen in der Organismenkette erfolgen (Genepistase), die Entstehung ständiger Abarten und Arten wesentlich bedingen und endlich, dass diese Entwicklungsrichtungen nicht durch den Nutzen beeinflusst werden, sondern den Ausdruck mechanisch-chemischer bezw. physiologischer Ursachen bilden, d. h. ein »organisches Wachsen« darstellen (Organophysis s. Morphophysis, EIMER). Die Gültigkeit dieser allgemeinen Gesetze wurde durch EIMER's weitere Arbeiten über »die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen« I. Thl. 1889 und

II. Thl. 1895 und über die Zeichnung der Raubthiere und Raubvögel (4d) durchaus bestätigt. Aber auch die Ergebnisse der Umbildung der Zeichnung sind im Wesentlichen für die verschiedenen Thiergruppen übereinstimmend und wurden von ihm in folgender Weise zusammengefasst (4f, I. Thl.):

»1) Seitliche Verschmelzung einzelner die ursprünglichste Zeichnungsstufe darstellender Binden, so dass der Binden weniger werden.

2) Schwinden einzelner Binden.

3) Verschmälerung oder Verkürzung bezw. theilweises Schwinden oder theilweise Auflösung von Binden, so dass an Stelle derselben Flecke und Punkte entstehen.

4) Seitliche Verbindung einzelner oder sämmtlicher Längsstreifen durch neu auftretende Dunkelfärbung, wodurch mehr oder weniger eine Querzeichnung entsteht, die Grundfarbe aber in Flecken getheilt wird.

5) Verbreiterung dieser Querverbindungen und der ursprünglichen Längsbinden oder dieser letzteren allein, wodurch die ursprüngliche Grundfarbe immer mehr zurückgedrängt wird und schließlich bis auf Reste oder ganz schwindet.

Eben so kann umgekehrt:

6) Durch fast oder ganz vollständiges Zurücktreten der Zeichnung Einfarbigkeit in der Grundfarbe entstehen.

7) handelt es sich um Entstehung neuer Eigenschaften, welche mit den unscheinbarsten Anfängen beginnen. Solcher neuer Eigenschaften, welche nicht aus den alten hervorgegangen sind, giebt es aber auffallend wenige im Verhältnis zu den allmählichen Umbildungen. Die große Mannigfaltigkeit der Eigenschaften wird nicht in erster Linie durch sie, sondern wesentlich durch die erwähnten Veränderungen der alten und dadurch bedingt, dass

8) es nicht immer dieselben Zeichnungen sind, welche sich verändern oder schwinden, sondern verschiedene: so kann in einer Gruppe ein bestimmter Streifen ganz schwinden, während derselbe in einer anderen geradezu besonders kräftig geworden ist.«

Diese Abänderungsweise bezeichnet EIMER später (4f, II. Thl.) als verschiedenstufige Entwicklung (Heterepistase).

»9) Durch die Verschiedenheit in der Umbildung im Einzelnen verzweigt sich die Formenreihe von gewissen Punkten aus, und es ergiebt sich baumförmige Verzweigung.

10) Durch Bezüglichkeit (Korrelation), d. i. dadurch, dass mit

der Veränderung einer Eigenschaft häufig noch eine andere oder mehrere zugleich auftreten.«

Die Korrelation spielt hauptsächlich bei der sprungweisen Umbildung (Halmatogenesis, EIMER) eine hervorragende Rolle. Besonders auffällig ist ihre Wirkung dann, wenn plötzliche Umänderungen zahlreicher Zeichnungen entstehen, so dass diese mit einem Male ganz neue Muster bilden (kaleidoskopische Umbildung, EIMER).

Von diesen in den EIMER'schen Werken niedergelegten Gesichtspunkten ausgehend, habe ich versucht das überaus reichhaltige und durch große Mannigfaltigkeit in der Zeichnung hervorragende Material der Gastropoden zu sichten. Ich begann meine Untersuchungen mit den Heliciden; es stellte sich jedoch heraus, dass wegen der großen Beständigkeit der Zeichnungscharaktere innerhalb dieser Gruppe keine weitgehenderen Ergebnisse zu erzielen seien. Eine ursprünglichere und sehr mannigfache Zeichnung findet sich dagegen auf den Schalen der Meeresschnecken. Es gelang mir hier eine Gesetzmäßigkeit der Zeichnung im Einzelnen nachzuweisen, welche im Wesentlichen mit den Ergebnissen EIMER's bei anderen Thiergruppen übereinstimmt, und welche dieser im Allgemeinen auch für die Mollusken schon ausgesprochen hatte. Da jedoch die Zeichnung auf den jugendlichen Windungen der meisten Schneckenschalen schwierig zu beobachten ist, weil der vorhergehende Umgang durch den folgenden zum größten Theile bedeckt wird und da die phylogenetisch jüngeren Formen der jetzt lebenden Gattungen der Meeresschnecken, welche z. B. im Tertiär erhalten sind, nur verhältnismäßig selten ihre vollkommene Schalenzeichnung bewahrt haben, so war ich genöthigt, mich nach einem Kennzeichen umzusehen, welches mir ermöglichte innerhalb jeder Gattung die Arten mit jugendlichen Charakteren von den fortgeschrittenen Formen zu trennen. Ein solches unterscheidendes Merkmal bot sich mir einmal in der Form des embryonalen und des späteren Gehäuses, dann aber ganz besonders in der Gehäuseskulptur, die ebenfalls nach ganz bestimmten Richtungen, und zwar merkwürdigerweise nach ganz ähnlichen wie die Zeichnung abzuändern pflegt. Aus diesem Grunde, und weil ihre Entwicklungsstufen ontogenetisch und phylogenetisch leicht zu verfolgen sind, giebt sie eine sichere Grundlage für die genetische Anordnung der Arten ab. Ich schicke ihre Behandlung derjenigen der Zeichnung voraus.

Abänderung der Skulptur bei Meeresschnecken.

Die Ansichten über die Bedeutung der Molluskenschale für die Systematik haben im Lauf der Zeit vielfache Änderung erfahren. Während der Betrachtung der Gehäuse früher von Seiten der Forscher allgemeines Interesse zugewendet wurde, blieb dieses Gebiet in neueren Zeiten hauptsächlich dem Paläontologen überlassen. Der Zoologe machte sich fast ausschließlich das Studium des Thieres selbst zur Aufgabe und schenkte der Schale als einem systematischen Merkmal zweiter Ordnung geringere Beachtung. Es erscheint desshalb selbstverständlich, dass zuerst von den Paläontologen das Bestreben ausging auf Grund eines eingehenden Studiums der in den verschiedenen Erdschichten erhaltenen Schalenformen für den einen oder anderen Zweig der Mollusken Entwicklungsreihen aufzustellen, wie es schon früher für die Wirbelthiere auf Grund ihres Skelettes geschehen war.

Der Einwurf, der gegen derartige Versuche von mancher Seite gemacht wurde, dass die Schale zu leicht veränderlich sei und systematisch wichtige Abänderungen des Thieres zu wenig zum Ausdruck bringe, um die Stammesgeschichte getreu wiedergeben zu können, erwies sich als nicht stichhaltig. Es wurde vielmehr gezeigt, dass auch die Schale unter geeigneten Verhältnissen ihre Charaktere lange bewahren kann, und dass sie in ihrem Bau und in ihrer Beschaffenheit diejenigen Veränderungen zum Ausdruck bringt, welche das Thier in seinem individuellen Leben durchmachen musste und die ihrerseits wieder einen Einblick in die Stammesgeschichte gewähren (9b, p. 350—351). Dadurch aber, dass sich auf einer und derselben Schale verschiedene Altersstufen beobachten lassen, und dass auch die Embryonen verschiedener fossiler Formen erhalten sind, zeigen sich die Molluskenschalen noch geeigneter zu phylogenetischen Studien als die Skelette der Wirbelthiere, von denen jedes einzelne zur Untersuchung gelangende nur eine Altersstufe darstellt und von denen nur bei noch lebenden Arten die Embryonalformen zur Verfügung stehen.

In Deutschland war Würtenberger der Erste, dem der Versuch gelang die Stammesgeschichte der Ammoniten an der Hand ihrer Schalenentwicklung abzuleiten und die Gesetze festzustellen, nach welchen sich die Abänderungen in der Schalenskulptur vollziehen. In Amerika waren Cope und A. Hyatt zu ähnlichen Ergebnissen über die phylogenetischen und ontogenetischen Beziehungen der Cephalopoden gelangt, während von anderer Seite durch Beecker, Schuchert und Clarke die Brachiopoden, durch Jackson die Muscheln in

diesem Sinne bearbeitet wurden. HYATT war es in erster Linie, der die gewonnenen Resultate verallgemeinerte und in seiner »Phylogeny of an acquired characteristic« (1895) gezeigt hat, dass die Vererbung der in der Schale ausgeprägten Abänderungen und die Entstehung neuer Arten denselben Gesetzen folge, die schon im Jahre 1881 EIMER für die Artbildung im Allgemeinen als maßgebend erkannt und sieben Jahre später in der »Entstehung der Arten« gegen den übertriebenen Einfluss, der dem Nutzen auf die Artbildung von mancher Seite zugeschrieben wird, vertheidigt hat. Das von EIMER aufgestellte Undulationsgesetz, wonach eine ganz bestimmte Zeichnungsfolge in bestimmter Richtung über den Körper der Thiere während ihrer Ausbildung hinzieht, entspricht wiederum vollkommen jener COPE-WÜRTENBERGER'schen Gesetzmäßigkeit der morphologischen Schalenbildung bei Cephalopoden.

Zusammenfassende Angaben über die Entwicklung des Schneckengehäuses und seiner Skulptur, welche mir meine Arbeit über die Entwicklung der Zeichnung auf der Gastropodenschale wesentlich vereinfacht hätten, habe ich in der mir zugänglichen Litteratur nicht gefunden. Häufig wird zwar auch in den Diagnosen der Schriftsteller vom vorigen und vom Anfang dieses Jahrhunderts hervorgehoben, dass die jugendlichen Windungen der Schneckengehäuse eine andere Skulptur tragen, als die letzten Umgänge, dass die ausgewachsenen Schalen in wesentlichen Punkten von den nicht ausgewachsenen abweichen. Diese Beobachtungen pflanzen sich jedoch von einem Werk in das andere fort, ohne zu allgemeinen Schlüssen verwerthet zu werden. D'ORBIGNY gehört zu den Wenigen, welche die an verschiedenen Individuen gemachten Einzelbeobachtungen zusammenstellten, indem er ausführt, dass für die Schalen der Gattung Pleurotomaria drei durch das Alter bestimmte Entwicklungsstufen bestehen. Er sagt an betreffender Stelle: »in der frühesten Jugend ist das Gehäuse glatt, später erscheinen Rippen, Leisten und Knoten, die fast während des ganzen Lebens bestehen bleiben und auf dem letzten Umgang besonders ausgebildet sind. In der dritten Periode schwindet die Skulptur wieder und das wiederholte Glattwerden der Schale kündigt die im hohen Alter beginnende Degeneration an« (18, p. 395).

Von sehr scharfer Beobachtung zeugen die Thatsachen, welche BLAINVILLE schon 1825 (1, p. 205) mittheilt und einer Klassifikation der Mollusken zu Grunde gelegt wissen will. Auch er schreibt dem Alter und dem Geschlecht einen augenscheinlichen Einfluss auf das Thier zu und erklärt sich auf diese Weise die eigenthümliche Erscheinung, dass an einer Lokalität Individuen gefunden werden, welche in der Beschaffenheit ihrer Schalen wesentlich von einander abweichen. »Um so begreiflicher ist es,« fährt er fort, »dass die Gesammtheit der Verhältnisse, welche der Örtlichkeit ihren Charakter verleihen, sich, nachdem sie sehr lange Zeit hindurch eingewirkt hat, in der Aufeinanderfolge von Individuen einer Art bemerklich macht, indem dadurch Änderungen der Schalengröße, der Proportionen, der Färbung, des Zeichnungsmusters und der Skulpturbeschaffenheit ihrer Oberfläche hervorgerufen werden, Abänderungen, die besonders auffallend werden, wenn man Individuen einer Art, die jahrhundertelang an verschiedenen Lokalitäten gelebt haben, mit einander vergleicht. In Wirklichkeit erzeugen diese Unterschiede, wie es scheint, konstante Varietäten, welche um so mehr von einander abweichen werden, je weiter die Wohnplätze von einander entfernt sind. Man könnte diese Varietäten als lokale Arten bezeichnen, wird jedoch davon abstehen, sie als wirkliche Arten zu betrachten, wenn man diese vorgeblichen Arten von einer großen Anzahl von

Ortlichkeiten zusammenstellt und findet, dass die einen ganz unmerklich in die anderen übergehen.«

Blainville hat in diesen interessanten Beobachtungen Gesetze ausgesprochen, denen durch spätere Forscher bei der Artbildung eine große Bedeutung zugeschrieben wurde, und es kann nur der zu jener Zeit üblichen Forschungsweise zur Last gelegt werden, dass nicht schon früher aus solchen Thatsachen den Gang der Wissenschaft fördernde Schlüsse gezogen worden sind. Auch die Gastropoden-Monographien, welche nach d'Orbigny's Zeit theils neu, theils als Umarbeitungen früherer Werke erschienen sind, beschränken sich auf genaue Artbeschreibungen und dienen weniger dazu allgemeine Aufschlüsse über das Abändern der Individuen zu geben, als deren Stellung im System zu erläutern.

Als die rein beschreibende mit der vergleichenden Methode vertauscht wurde, wandte sich, wie ich schon erwähnt habe, das Interesse der Paläontologen in erster Linie der Cephalopodenschale zu, wahrscheinlich desshalb, weil das Material fossiler Cephalopoden besser erhalten, reichhaltiger und in Bezug auf seine Lagerung in den Schichten genauer erforscht war, als das der Gastropoden. Die einzigen Versuche, die gemacht worden sind, um auch für Gastropoden fortlaufende Reihen ihrer Entwicklungsstufen aufzustellen, waren die von Hilgendorf und Neumayr. Der Erstere verfolgte die Entwicklung der Valvata multiformis durch die verschiedenen Schichten des Steinheimer Tertiärbeckens hindurch (7), der Andere stellte eine Reihe für Paludina Neumayri zusammen, welche in den Paludinenschichten des Pliocäns von Westslavonien gesammelt wurde (17). Während Valvata multiformis zuerst ein flachgewundenes, später ein ziemlich hohes Gehäuse besitzt, unterscheidet sich die Anfangsform der Paludinenreihe durch ein vollkommen glattes Gehäuse, die Schale der Endform dagegen ist höher gewunden und mit zwei scharfen Kielen und mehreren kleineren Längsleisten versehen.

Die meisten Anhaltspunkte für die im Laufe der Zeit auftretenden Abänderungen der Schalenform und Schalenskulptur fossiler Gastropoden geben uns die systematischen Bearbeitungen der Faunen der großen Tertiärbecken, welche uns von Deshayes für das Pariser Becken, von Hörnes für das österreichische Tertiär, von Sandberger für das Mainzer Becken geliefert sind. Das Studium älterer Formen ist u. A. durch die eingehenden Forschungen E. Kittl's über die triadischen Gastropoden der St. Cassianer Schichten und der Marmolata ermöglicht. Eine Zusammenstellung entwicklungsgeschichtlicher Ergebnisse, die sich auch vielfach auf Schalenskulptur beziehen, ist in Koken's »Entwicklung der Gastropoden vom Cambrium

bis zur Trias« gegeben. Immerhin bleibt das fossile Material der Gastropoden viel weniger vollständig als das der Cephalopoden; da uns jedoch eine große Menge recenter Formen zur Verfügung stehen, so scheint es mir nicht unmöglich, über die Umbildung der Skulptur der Schneckengehäuse eben so sichere Anhaltspunkte zu gewinnen, wie sie WÜRTENBERGER für die Ammonitenschale erhalten hat. Man wird natürlich statt der Ergebnisse der Stammesgeschichte die der Ontogenie zum Ausgangspunkt der Untersuchungen machen müssen und vergleichen, ob die Abänderungen, welche das Einzelwesen im Laufe seines Lebens erleidet, in irgend einem Zusammenhang stehen mit den Abänderungen, welche die Gattung in den geologischen Schichten durchgemacht hat.

Unter Schalenskulptur versteht man die normaler Weise auftretenden Unebenheiten der Gehäuseoberflächen. Solche Skulptureigenthümlichkeiten verlaufen entweder in der Richtung der Anwachsstreifen oder senkrecht zu diesen, in der Richtung des fortrückenden Mantels, so dass wir zwischen Quer- und Längsskulptur unterscheiden müssen, deren jede aus Leisten, Furchen, Rippen, aus Knoten oder Stacheln bestehen kann. Die Embryonalwindungen, welche bei vielen Gastropoden als Anfangsgehäuse erhalten sind, pflegen mit wenigen Ausnahmen (Voluta vespertilio L. u. a.) vollkommen glatt zu sein. Die Skulptur erscheint gewöhnlich erst auf dem späteren Gehäuse, bleibt auf allen Umgängen dieselbe oder ändert im individuellen Leben öfters ab und erreicht dann meistens auf dem letzten Umgang ihre höchste Entwicklung. Die neuen Eigenschaften treten sehr häufig an der Schalenbasis zuerst auf und die alten bleiben an der Spitze am längsten erhalten. Wenn es sich um alte Individuen, oder um Vertreter einer aussterbenden Art handelt, so beobachtet man regelmäßig ein allmähliches Erlöschen der Schalendifferenzirungen, eine Rückbildung der Skulptur.

Auf jeder Schneckenschale lassen sich mehr oder weniger deutlich auf sämmtlichen oder nur auf wenigen Windungen des späteren Gehäuses zwei Liniensysteme unterscheiden, welche als erste Spuren einer Schalenskulptur gelten können. Von diesen beiden Liniensystemen zeigen die einen, welche quer verlaufen und Anwachsstreifen genannt werden, obwohl dieselben vielleicht weniger ursprünglich sind als die Längslinien, eine viel größere Neigung sich zu einer ausgesprochenen Skulptur umzubilden als die anderen. Desshalb finden wir auch, wenn wir die phylogenetische Entwick-

lung der Meeresschnecken verfolgen, dass die erste deutliche Differenzirung der Schalenoberfläche der einzelnen Gattungen darin besteht, dass die Anwachsstreifen sich verdicken und Querrippen erzeugen. Auch in der individuellen Entwicklung bildet dieses Stadium meistens den Anfang der Skulptur. So finden wir z. B. für die Ontogenie der Pleurotomariiden d'Orb. aus den Triasschichten von St. Cassian die allgemeine Angabe (12, p. 213), dass nach der glatten Embryonalwindung Umgänge mit Querrippen folgen, welche in verschiedener Weise abändern können. Dieselben Skulpturanfänge hat KITTL bei Pseudomelaniiden Fischer, und den meisten Trochiden d'Orb. (Turbo, Collonia, Trochus etc.) gefunden. Auch KOKEN (13) erwähnt, dass bei den Bellerophontiden die Skulptur der früheren Arten »Bellerophon« durch Anwachsstreifen bedingt ist, während die späteren Arten »Bucania« eine durch Kreuzung dieser Querrippen mit »Spiralstreifen« hervorgebrachte Gitterskulptur tragen.

Dasselbe beobachten wir, wenn wir die tertiären Voluten-Arten mit den recenten Formen vergleichen. Die ersteren tragen auf allen Umgängen Rippen, die jetzt lebenden Arten, welche mit den fossilen in der Schalenform oft große Ähnlichkeit zeigen, haben dagegen meistens nur gerippte Anfangswindungen und weisen später Knoten oder Stacheln auf. Noch auffallender ist das Vorkommen ausschließlich glatter oder gerippter Mitra-Arten im Eocän des Pariser Beckens, während die Vertreter derselben Gattung aus den unteren Lagen der Subapenninenformation eine eigenthümliche Gitterskulptur haben, die durch sich schneidende Quer- und Längsrippen hervorgebracht wird.

Die Querrippen, welche gewöhnlich in regelmäßigen Abständen auf einander folgen, sind, so lange sie noch in den Anfängen ihres Auftretens stehen, wenig zahlreich, vermehren sich aber mit jedem Umgang, wie es z. B. KITTL für die triadische Pseudomelaniide Loxonema beobachtet hat (12, III. Th., p. 145). Das Gegentheil, eine Verminderung der Rippen, finden wir auf den späteren Windungen der jetzt lebenden Rippen tragenden Formen. Diese Abnahme der Rippenzahl kommt dadurch zu Stande, dass von den auf den ersten Umgängen eng zusammenstehenden Rippen mehrere zu größeren Wülsten verschmelzen, so dass z. B. bei einigen Mitraarten die Rippen auf der Endwindung bis auf ein Drittel der ursprünglichen Anzahl reducirt werden (Mitra raricosta Lam. und Mitra parisiensis Desh.).

Die Knotenbildung beginnt bei Schnecken, die ein Schlitzband haben, an der oberen und unteren Begrenzungslinie desselben, durch eine seichtere oder tiefere Einknickung der Querrippen. Die apicale Knotenreihe ist, so viel ich beobachtet habe, immer viel kräftiger entwickelt und entspricht durch dieses Verhalten, wie durch ihre Lage, dem Kiel der Gastropoden ohne Schlitzband.

Sehr häufig vereinigen sich bei Pleurotomariiden die Knotenreihen, welche das Schlitzband begrenzen, zu scharfen Leisten, ja es kommen sogar bei dem Genus Schizogonium Koken kammförmige, gezähnte oder sägeblattähnliche Umbildungen der Knoten vor. Eben solche längsverlaufende Sägerippen beschreibt QUENSTEDT bei Cerithien (20, Taf. CCIII, obere Reihe Fig. 8 ff.).

Bisweilen entwickeln sich z. B. bei einigen Strombus-Arten, und eben so bei Pteroceras, besonders aber bei Trochus, Turbo und Cerithium außer der am Kiel verlaufenden Knotenreihe auf dem übrigen Theil der Rippen Erhöhungen, die zur ersteren parallele Knotenreihen bilden, deren Elemente jedoch die Größe der Knoten am Kiel nicht erreichen. Auch diese Nebenreihen können sich zu glatten Längsleisten umbilden. So finden wir, dass die größere Menge der Cerithien, welche im Tertiär vorkommen, in Längsreihen stehende Knötchen hat, während die Mehrzahl der triadischen Formen quere Anordnung der Knoten erkennen lässt. Schon bei tertiären und noch mehr bei recenten Arten verschmelzen die Knötchen zu glatten Längskielen.

Wir gelangen somit zu dem Ergebnis: dass sich phylogenetisch meistens Querrippen, hierauf Querreihen, dann Längsreihen von Knötchen und endlich glatte Längsleisten folgen; dasselbe ergiebt sich auf ontogenetischem Wege. Den Übergang von Querrippen zu quer verlaufenden Knötchenreihen bildet z. B. Cerithium decussatum Defr. (3, Taf. XLVI, Fig. 1 u. 2); Knötchenreihen verbinden sich zu Längsleisten bei Cer. lamellosum Brug. (3, Taf. XLIV, Fig. 8 u. 9) und besonders deutlich bei Cer. tricarinatum Lam. (3, Taf. LI, Fig. 9 *var. f*). Dasselbe ist zu beobachten bei Cer. quadrifidum Nob. und bei Cer. quadrisulcatum Lam. (3, Taf. LV, Fig. 18—20 u. Fig. 21—23). Auch auf Turboschalen lassen sich solche Übergänge feststellen. Die Neigung der Längsleisten, sich in Sägerippen aufzulösen, beobachtet man bei Cer. tricarinatum Lam. (3, Taf. LI, Fig. 6 *var. d*). Sehr häufig z. B. bei einigen Strombus-Arten (St. fasciatus Born.), bei Pleurotoma, Pleurotomaria (Schizodiscus planus Klipstein sp.) (12a, I. Th., p. 211, Fig. 2) etc.,

kommt eine Knotenbildung dadurch zu Stande, dass sich mehrere Querrippen in einem Punkte vereinigen und an dieser Stelle ein Knoten entsteht. Die Vereinigung der Rippen erfolgt jedoch nicht immer in derselben Lage. Laufen die Rippen in einem Punkte des Kieles zusammen, so entsteht, wie wir es bei Strombus fasciatus Born. beobachten, eine Verminderung der Rippen. Bei Pleurotoma und Pleurotomaria liegt der Vereinigungspunkt meistens weiter unten, der Basis zu, so dass sich die Zahl der Rippen vermehrt; nur bei Pleurotoma rugosa Desh. liegt nach DESHAYES' Beschreibung der Gabelungspunkt in der Mitte der Rippen.

Schon bei Strombus entwickeln sich sehr oft die zwei oder drei vor der Mündung des letzten Umgangs stehenden Knoten zu dornen- oder stachelförmigen Fortsätzen, eine Umbildung, die bei vielen Gastropoden in einem bestimmten Zeitpunkt ihrer Entwicklung zur Regel wird und bei Voluta sehr gut verfolgt werden kann, weil sich dieselbe allmählich auf sämmtliche Umgänge des nicht embryonalen Gehäuses ausdehnt. Diese Stacheln sind zuerst massiv (Strombus bituberculatus Lam., siehe p. 293), bleiben aber später an ihrer Spitze hohl, während der größere Theil ihres Inneren von einem keilförmigen Stück Schalensubstanz ausgefüllt wird. Diese Umbildung ist auf den meisten Schalen von Voluta vespertilio L. (siehe p. 282) zu verfolgen, indem die jüngeren Umgänge kleine massive, die späteren längere, aber an der Spitze hohle Dornen tragen. Gleichzeitig beobachtet man, dass der Mantel des Stachels an seiner dem Mundsaum zugekehrten Fläche mehr oder weniger weit geschlitzt ist. In noch späteren Entwicklungsstadien bleibt der größere Theil der Stacheln hohl, der Schlitz wird immer länger und weiter, und endlich finden wir, besonders auffallend bei Cymbium-Arten (Cymbium aethiopum L.) (siehe p. 282) statt der ursprünglich massiven Stacheln, längere oder kürzere gegen den Mundsaum zu klaffende Röhren. Auch die Stellung der Dornen zum Kiel wird gewöhnlich eine andere. Dieselben stehen nicht mehr wie die Knoten senkrecht vom Kiel ab, sondern krümmen sich, sobald sie länger werden, ziemlich stark nach auf- und rückwärts. An Stelle der Dornen kann schließlich ein wallförmiger Kiel treten, wie wir es bei Cymbium olla L. (siehe p. 282) beobachten und KITTL es von Gehäusen von Schizogonium scalare Münster sp. beschreibt (12a, I. Th., Taf. V, Fig. 9—14, p. 216), oder es bildet sich ein schmaler geneigter Kiel, der sich direkt an die Embryonalwindung anschließt (Cymbium melo L.). Noch weiter geht diese Umbildung bei Voluta proboscidalis Lam. (siehe p. 282). Hier

wird auch das Embryonalgehäuse durch einen Callus überdeckt und der Kiel der letzten Windung bildet einen scharfen Rand. Eine Umbildung der Skulptur zu haubenförmigen Dornen beobachtet man schon bei älteren Schnecken, z. B. Worthenia- und Euomphalus-Arten (12a, I. Th., Taf. II, Fig. 1—11, p. 183 ff.; ebenda Taf. IV, Fig. 14—16, 17—19, 20, p. 224). Kittl bemerkt, dass bei jungen Schalen des Euomphalus dentatus Münst. (Fig. 17—19) die haubigen Dornen am Kiel noch nicht entwickelt sind; somit treten diese hier auch ontogenetisch als neue Eigenschaft auf.

Wenn wir die Umgestaltung der Querskulptur kurz zusammenfassen, so gelangen wir zu folgendem Ergebnis: Auf die Querrippen folgen Querreihen von Knötchen, die sich zu Längsreihen verbinden und durch Verschmelzung glatte Längsleisten bilden können. Oder aber es bilden sich eine oder wenige Reihen stärkerer Knoten, die zu hohlen Stacheln und haubigen Dornen und zuletzt zu mehr oder weniger scharfen Kielen werden.

Außer der sekundären durch Verschmelzung von Knotenreihen entstandenen Längsskulptur, finden wir auf der Schale vieler Gastropoden eine primäre Längsstreifung. Dieselbe tritt oft gleichzeitig mit den Querfalten auf, bleibt gewöhnlich weniger kräftig als die sekundäre Längsskulptur und spielt hauptsächlich bei phylogenetisch älteren Formen eine Rolle. Sie entsteht dadurch, dass sich die die Anwachsstreifen kreuzenden Linien verdicken, verläuft in Gestalt von feinen oder gröberen Leisten über die Schale und bringt mit der Querskulptur häufig eine eigenthümliche Gitterskulptur oder ebenfalls Knötchenreihen hervor. Die ersten Spuren einer deutlichen primären Längsskulptur treten bei Mitra und Pleurotoma häufig am oberen Rand der Schale auf und verbreiten sich von dort über das ganze Gehäuse. Die Überreste einer solchen Skulptur erhalten sich dagegen am längsten an der Schalenspitze, wie die feinen Leisten an der Spitze der meisten Conus- und Voluta-Schalen beweisen. Auch Hörnes erwähnt wiederholt, dass die Längsfurchen an der Basis der Schneckenschalen im Alter verschwinden und an der Spitze am längsten erhalten bleiben.

Wir finden im Allgemeinen, dass ausgesprochene Längsskulptur sowohl ontogenetisch, als phylogenetisch nach der Querskulptur entsteht, obwohl deren Anfänge, die Längslinien, auf der Schale gleichzeitig oder noch früher als die Anwachsstreifen auftreten. Da wo sie sich schon auf den ersten skulpirten

Windungen allein vorfindet, handelt es sich um Formen, bei welchen die ältere Skulptur durch neue Eigenschaften verdrängt worden ist, in deren Entwicklungsgang das Querrippenstadium ausgefallen ist, wie z. B. bei verschiedenen Arten von Rhabdoconcha Gemmellaro Kittl (12, Vol. III, p. 159 ff.), bei Turritella etc. Doch finden sich häufig noch deutliche Übergangsstufen, wie auf den Gehäusen von Heterocosmia Koken, welche in der Jugend quergerippt, dann gegittert und endlich längsgestreift sind, welche also von einem Loxonema-Stadium der Jugend durch ein Katosira-Stadium in das Rhabdoconcha-Stadium des Alters übergehen.

Wenn Quer- und Längsskulptur zusammentreffen, so bildet sich Gitterskulptur, wie z. B. bei vielen triadischen Formen von Pleurotomariiden: Kokenella Kittl, Temnotropsis, Murchisonia etc. (12a). Bisweilen bilden sich die Längsleisten wieder zurück, so dass Querrippen oder Knoten allein übrig bleiben, die dann, wie bei einigen Arten des Genus Laubella Kittl (Pleurotomariide), auch verschwinden, oder es entwickeln sich auf Kosten der Querskulptur kräftige Längskiele (Rhabdoconcha u. a.). Es ist eine eigenthümliche Erscheinung, dass Längsskulptur, sowohl primäre als auch sekundäre, besonders bei geologisch alten Formen angetroffen wird. Sie findet sich fast in allen Schichten bei Turritella, Cerithium, Trochus, oder Pleurotomaria, ist aber vorübergehend bei Conus, Voluta und Strombus, wie sich leicht aus einem Vergleich der Tertiären mit der gegenwärtigen Fauna ergiebt. Ein Vorwiegen von Querskulptur in jüngeren jurassischen Schichten treffen wir auch bei Turbo (18). Ich kann mir dieses eigenthümliche Verhalten nur dadurch erklären, dass die Längslinien viel geringere Neigung besitzen sich zu verdicken als die Querstreifen, und dass sie aus diesem Grunde phylogenetisch später als Skulptur hervortreten und bald wieder verschwinden. Bei Helix pomatia finden sie sich bisweilen sogar nur auf den mittleren Windungen eines und desselben Gehäuses — eine Welle in der Entwicklung!

Sämmtliche Skulpturabänderungen werden zuerst auf dem letzten Umgang bemerklich und dringen von da aus immer mehr nach dem Anfang des spiraligen Gehäuses vor, bis sie den größten Theil der Windungen, in einzelnen Fällen (Voluta musica L., Voluta vespertilio L., siehe p. 282) auch das embryonale Gehäuse beherrschen. Einer Abänderung können sich noch andere Abänderungen zugesellen, so dass wir Schalen beobachten, deren erste Windungen Rippen, deren spätere Knoten und deren letzte Stacheln tragen. Auf dieselbe Weise

können aber auch Abänderungen bis auf die erste Windung von neuen Eigenschaften verdrängt werden.

Bisweilen macht man die Beobachtung, dass eine auf der letzten Windung auftretende Abänderung sich nicht gleich Anfangs schon bis zur Mündung der betreffenden Schale erstreckt. So sieht man z. B. bei Strombus succinctus L. (siehe p. 293), der glatt zu werden strebt, dass die Knoten auf der Schale etwas rückwärts von der Mündung zuerst verschwinden, während dieselben auf der kurzen Strecke bis zum Mundsaum aufs Neue auftreten.

Wenn wir die aus der Skulpturentwicklung der Gastropodenschale gewonnenen Ergebnisse mit denjenigen vergleichen, die von Würtenberger und Hyatt für die Cephalopodenschale ermittelt wurden, so finden wir, dass beide in allen wesentlichen Punkten übereinstimmen. Auch auf dem Cephalopodengehäuse treffen wir in erster Linie Querskulptur in Form von mehr oder weniger breiten Rippen, die sich ebenfalls als kleine Falten anlegen und erst allmählich erhabener werden. Dieselben sind vielfach auf den innersten Windungen (in der Jugend) weniger zahlreich, vermehren sich im reiferen Alter und verschmelzen auf den letzten Windungen häufig zu breiteren Gebilden. Coroniceras Gmundense hat z. B. auf dem letzten Umgang 22, dem vorletzten 35, dem drittletzten 49 Rippen; Ceratites trigonatum auf dem letzten 20, auf dem vorletzten 26, auf dem drittletzten 40 Rippen (9a). Es scheint demnach, dass bei den Mollusken im Allgemeinen zur Zeit ihres kräftigsten Wachsthums die Neigung zur Rippenbildung am größten ist.

Eine Gabelung der Rippen ist bei Ammoniten noch häufiger als bei Schnecken. Dieselbe kann ebenfalls, je nachdem die Verschmelzungsstelle der Rippen am äußeren oder inneren Rand der Windung liegt, zu einer Verminderung oder Vermehrung der Rippen führen. Das erste finden wir z. B. bei Coroniceras Bucklandi var. sinemuriensis Hyatt, das letztere bei Am. Caprinus u. A.

Auch bei den Cephalopoden ändern die Rippen dahin ab, dass auf denselben Knötchen oder Stacheln zur Ausbildung kommen. Diese Knötchen entwickeln sich mit Vorzug an den Gabelungsstellen und in der Naht- und Rückengegend. Das Auftreten der Stacheln ist in verschiedenen Entwicklungsreihen von einem Verschwinden der Rippen begleitet, besonders deutlich bei dem Übergang von den Planulaten zu den Armaten. Die Rippen werden, wie es auch bei den Schnecken der Fall ist, zuerst rudimentär und verschwinden schließlich ganz.

Endlich kommt es vor, dass im hohen Alter oder, wenn eine Art zu degeneriren beginnt, sämmtliche Skulptureigenthümlichkeiten verloren gehen und eine glatte Schale zurückbleibt.

Längsskulptur findet sich bei Cephalopoden noch viel seltener als bei Schnecken und scheint da, wo sie auftritt, aus Querskulptur hervorgegangen zu sein. Man beobachtet solche bei Gyroceras propinquum (24, p. 356, Fig. 422) aus dem Subcarbon, dessen Schale zahlreiche körnige Spiralstreifen trägt und bei Ammonites Aon (15, p. 569, Taf. XLIV, Fig. 20), wo die Knötchen noch deutlich durch Querskulptur verbunden sind. Dieselbe Skulptur finden wir bei den schneckenförmig gewundenen Turrilites-Arten

Allein nicht nur die verschiedenen Skulpturformen, auch die Art und Weise ihrer Entwicklung, ihre gesetzmäßige Ausbildung ist bei Cephalopoden und Gastropoden übereinstimmend. Der letzte Umgang pflegt die jüngsten. die ersten Windungen die ältesten Charaktere zu tragen. Auch die Eigenthümlichkeit, dass neue Eigenschaften sich nicht gleich Anfangs bis zur Mündung der Schale erstrecken, wie ich es vorher bei den Knoten von Strombus succinctus L. erwähnt habe, wird von WÜRTENBERGER bei den Übergangsformen von den Bispinosen zu den Circumspinosen beobachtet.

Abänderung der Zeichnung bei Meeresschnecken.

Während der Paläontologe eine Klassificirung der Gastropodenschalen im Allgemeinen nur auf die Gestalt und Skulptur der Gehäuse gründen kann, bietet sich dem Conchyliologen in der Zeichnung recenter Schalen ein weiteres für die systematische Eintheilung wichtiges Hilfsmittel.

Die abwechslungsreiche Pracht der Zeichnung, welche hauptsächlich die Gehäuse der Meeresschnecken entfalten, hat von jeher große Anziehungskraft auf Forscher und Laien ausgeübt und, wie bekannt, die einen zu den überschwenglichsten Schilderungen, die anderen zu dem Aufwand unsinniger Summen veranlasst. Auf diese Weise entstanden werthvolle Sammlungen und dickleibige Monographien, welche dem staunenden Forscher die reichhaltigsten Musterkarten an Zeichnungsvarietäten vor Augen führen.

Im Gegensatz zu der ersten Skulpturform auf Schneckengehäusen, die, wie erwähnt, in Querrippen besteht, treffen wir als erste Zeichnungsform Längslinien an. Diese treten zuerst immer sehr zahlreich auf und es scheint, als ob sich das ursprünglich über die ganze Schale gleichmäßig vertheilte Pigment, welches der Schale die »Grundfärbung« giebt, in diesen Linien koncentrirt hätte, wie es auch SIMROTH bei der Entstehung von Bändern auf Nacktschnecken beobachtet hat.

Es ist bei der Schalenzeichnung nothwendig nach dem Vorgang EIMER's eine Grundfärbung von der eigentlichen Zeichnung zu trennen, wenn auch beide vielleicht häufiger als in den anderen Thiergruppen in einander übergehen. — Alle Zeichnungsformen lassen sich entweder unmittelbar, oder aber durch Zwischenstufen auf Längsstreifung zurückführen. Da außerdem die Mehrzahl der paläontologischen Formen, deren jetzt lebende Vertreter eine oft vielfach abgeänderte Zeichnung tragen, längsgestreift ist und in Bezug auf ihre Skulptur ursprünglichere Verhältnisse zeigt als ihre

recenten Verwandten, so wird man mit Recht »Längsstreifung« als die ursprünglichste Zeichnungsform betrachten dürfen.

Unter den lebenden Meeresschnecken, die ich bis jetzt am eingehendsten untersucht habe, finden wir eine ursprüngliche Längsstreifung am häufigsten und regelmäßigsten bei der Gattung Conus, sehr selten bei Voluta, Mitra und Terebra und gar nicht bei der Gattung Strombus. In den tertiären Schichten, in welchen die Voluten zuerst in größerer Artenzahl auftreten, bilden dagegen längsgestreifte Formen keine Seltenheit. Nach den Mittheilungen QUENSTEDT's und DESHAYES hat sich mit einer Ausnahme auf allen Gehäusen, auf denen die Zeichnung noch erhalten war, Längsstreifung vorgefunden. Längsgestreifte Volutenarten sind: V. lineolata Nob., V. spinosa Lam., V. harpa Lam., V. taurina Lam. (3 u. 20). Unter den recenten Voluten mit Längsstreifung ist V. vexillum Martini zu erwähnen.

Auch längsgestreifte Conus-Arten scheinen im Tertiär häufig zu sein, wie ich aus HÖRNES' Beschreibung und aus einer Anzahl tertiärer Formen entnehme, welche ich durch die Güte des Intendanten des k. k. naturhistorischen Hofmuseums in Wien, Herrn Hofrath RITTER v. HAUER, erhalten habe. Von lebenden Conus-Arten, welche ursprüngliche Längstreifen tragen, ist besonders Conus quercinus Brug. (Taf. XI, Fig. 1) und Conus caledonicus Brug. (21) hervorzuheben. Auch eine Varietät von C. mediterraneus (siehe p. 295) kann hierher gestellt werden. Der Übergang von der ursprünglichen Längsstreifung zu abgeleiteteren Zeichnungsformen wird auf verschiedene Weise gebildet, wie aus der schematischen Zusammenstellung auf Taf. XI zu ersehen ist:

1) Es vereinigen sich die feinen Linien zu breiteren Streifen, wie man es bei Conus figulinus L. var. und Voluta vexillum Martini var. (Taf. XI, Fig. 1*a*) (vgl. p. 282) oder bei Mitra vulpecula Lam. var. (16, Bd. IV, Taf. III, Fig. 29) beobachtet.

2) Es fallen Streifen aus, während die zurückgebliebenen um so dunkler gefärbt werden und bisweilen in den Zwischenräumen fleckenweise Grundfärbung auftritt.

1 und 2 treten häufig bei Exemplaren von Conus figulinus L. gleichzeitig auf (Taf. XI, Fig. 1*b*).

3) Endlich kommt es mitunter, durch Ausfallen ganzer Streifenbündel zur Bildung von gestreiften und nicht gestreiften Zonen (var. von C. figulinus L.) (vgl. p. 295) und Conus magus L. var. (Taf. XI, Fig. 1*c*) (vgl. p. 295).

Die nächste weit verbreitete Abänderung der Zeichnung besteht in der Bildung längsverlaufender Fleckenreihen. Wir unterscheiden auch hier wieder Formen, bei denen:

1) sich die ursprünglichen Längsstreifen zu Punktreihen auflösen, z. B. Conus augur Brug. und C. stercus muscarum (Taf. XI, Fig. 2) (vgl. p. 295),

2) die breiteren Streifen Fleckenbinden bilden, oder bei denen die Punkte zu Fleckenbinden verschmelzen, z. B. Conus betulinus L., Voluta Junonia Chem., Conus spurius Gm. (Taf. XI, Fig. 2*a*) (vgl. p. 295 und 282),

3) die Punkte oder Fleckenbinden nur zonenweise zu Stande kommen. Voluta musica L. (Taf. XI, Fig. 1*d*), Conus magus L. var., C. omaicus Brug. (siehe p. 295 und 282).

Die Punkt- oder Fleckenreihen bleiben jedoch in den seltensten Fällen als solche bestehen, sie zeigen bald Neigung in querer Richtung zu verschmelzen. Im ersten und zweiten Fall entstehen durch quere Verschmelzung der Punktreihen Querstreifen, die je nachdem die Punkte regelmäßig oder unregelmäßig stehen, weniger oder mehr im Zickzack verlaufen: Conus stramineus Lam. (vgl. p. 295).

Das Verschmelzen der Punkte zu Querstreifen beginnt stets an zwei oder drei bestimmten Stellen der Schale, in der Nähe des oberen Randes, in der Mitte und meistens an der Spitze des Gehäuses. Die Lage wechselt mit der Gestalt der Schalen. Da auch auf den meisten Schalen innerhalb dieser drei Zonen zuerst Grundfärbung auftritt, so ist anzunehmen, dass die entsprechenden Manteltheile unter besonders günstigen Bedingungen für die Pigmentbildung stehen.

Kommt die Fleckenbildung nur zonenweise zu Stande, so entstehen, wie oben erwähnt, Formen, wie Voluta musica L. Die Längsstreifen bleiben meistens an den eben besprochenen drei Bänderstellen bestehen und werden im Laufe der Entwicklung entweder durch die sich an dieser Stelle koncentrirende Grundfärbung verdeckt, z. B. Conus fumigatus Brug. (siehe p. 295), oder sie lösen sich ebenfalls auf und verbinden sich mit den Zickzacklinien der dazwischen liegenden Bänder zu über die ganze Schale verlaufenden Querstreifen: Conus thalassiarchus Gray, Conus generalis L. var. (Taf. XI, Fig. 3*b*) (siehe p. 295).

Die Querstreifung, welche sich in der beschriebenen Weise als weitere Zeichnungsform aus der Längsstreifung entwickelt, erhält sich oft lange unverändert, wie der Vergleich der in den St.

Cassianer Schichten vorkommenden Natica-Zeichnung mit gezeichneten Formen derselben Gattung aus dem Tertiär ergiebt. Wenn sie abändert, so geschieht es im großen Ganzen nach denselben Richtungen, wie bei der Längsstreifung.

Die Querstreifen verlaufen bisweilen in Wellenlinien über die Schale, bilden aber häufiger Zacken, deren Größe von der gegenseitigen Entfernung der ursprünglichen Punktreihen abhängt (Taf. XI, Fig. 3*a*), Voluta undulata Lam. (siehe p. 282), Conus thalassiarchus Gray (siehe p. 295). Bei manchen Arten verschmelzen die schmalen Streifen zu breiteren Bändern: Mitra zebra Garr. (16, Bd. V, Fig. 6, 7), Strombus latissimus L. (siehe p. 293), bei anderen fallen Zwischenlinien aus. Besonders schön erscheint jedoch die Zeichnung derjenigen Schalen, auf welchen sich die Zickzacklinien zu kleinen oder größeren Dreiecken oder Vierecken verbinden (Taf. XI, Fig. 4), Conus amadis Chem. (siehe p. 295), Voluta vespertilio L. (siehe p. 282). Diese aus kleinen Viereckchen bestehenden Netze kommen dadurch zu Stande, dass jede folgende Zackenlinie um eine halbe Zackenbreite höher gerückt ist als die vorbergehende. Fällt eine Zacke, welche die andere zum Viereck ergänzt, aus, indem z. B. der Querstreifen an dieser Stelle geradlinig verläuft, so entsteht ein kleines Dreieck. Größere Dreiecke kommen dadurch zu Stande, dass die Begrenzungslinien eines größeren Bezirkes von Viereckchen zu einer stärker gefärbten Linie werden, während gleichzeitig die innerhalb dieser großen Zacke liegenden Zeichnungsüberreste ausfallen (Taf. XI, Fig. 4*a*).

Eigenthümlicher Weise kehren sowohl die kleinen als die großen Dreiecke ihre Spitze immer dem Mundsaum zu.

Auf andere Weise kommt die Dreieckszeichnung zu Stande, die wir bei Conus marmoreus L. und nocturnus Brug. antreffen (Taf. XI, Fig. 2*b'*). Wir beobachten hier keine Zwischenstufe von Querstreifen, sondern die Punkte ordnen sich von vorn herein in dreieckigen Gruppen an, die später verschmelzen und durch das gleichzeitige Auftreten von Grundfärbung dunkel pigmentirt werden (Taf. XI, Fig. 2*b*). In den zwischen den pigmentirten Stellen liegenden Feldern fällt der Farbstoff vollständig aus, so dass wir hier weiße Dreiecke erhalten.

An dieser Stelle scheint es mir von Interesse anzuführen, dass Eimer in ganz übereinstimmender Weise den Übergang der Lacerta maculata in die Lacerta reticulata beschreibt. Der Verfasser sagt an betreffender Stelle (4b, p. 325): »Zunächst sei hervorgehoben, dass die reticulata benannte Varietät

aus der maculata s. striata in manchen Gegenden in derselben Weise hervorgeht, wie die maculata aus der striata: Die Flecken der maculata verfeinern sich zu netzförmig unter einander zusammenhängenden Zickzacklinien, welche den ganzen Rücken des Thieres bedecken.... Es führt die maculata bezw. die reticulata zuweilen weiter zur Ausbildung einer Querstreifung, einer getigerten Zeichnung am Körper unserer Thiere; die gezackten, noch netzförmig unter einander verbundenen Flecken zeigen diese Verbindung vorzüglich nur noch in einer mit der Querachse des Körpers parallelen Richtung; zugleich sind die Flecken langgezogen, an beiden Enden zugespitzt. Die ganze Zeichnung, welche somit eine Querstreifung ist, rechtfertigt durchaus die Bezeichnung tigris.«

Endlich kann die Querstreifung bezw. die Viereckszeichnung zu einer sekundären Längszeichnung führen.

Wenn nämlich, wie es z. B. bei Conus geographus L. (Taf. XI, Fig. 5) zu beobachten ist, stets die eine Hälfte mehrerer in einer Längsreihe liegender Vierecke ausfällt, während die zurückbleibenden Begrenzungslinien sich dunkler färben, so ergeben sich parallele längsverlaufende Zickzacklinien. Bei verschiedenen Strombus-Arten entstehen breite Längsbänder, indem die feinen Querstreifen an bestimmten Stellen verschmelzen und während ihres Verlaufs wiederholt durch weiße Binden unterbrochen werden. Es ist überhaupt sehr häufig zu beobachten, dass eine Pigmentanhäufung an einer Stelle Verminderung des Farbstoffes an einer anderen zur Folge hat.

Eine sekundäre Bildung von Punktreihen aus Querstreifen habe ich bis jetzt noch nirgends beobachtet.

Verhalten der Zeichnung innerhalb der verschiedenen von mir untersuchten Gastropodengattungen.

Ich habe schon darauf hingewiesen, dass wir nicht in allen Gastropoden-Gattungen längsgestreifte Arten antreffen und somit annehmen müssen, dass diese erste Stufe von manchen in der Entwicklung übergangen wird. Aber gerade dadurch, dass in den einzelnen Gattungen nicht sämmtliche Entwicklungsstufen der Zeichnung in gleicher Weise wiederholt werden, erhält jede Gruppe ihr charakteristisches Aussehen, gerade dadurch wird die Zeichnung zum systematisch wichtigen Merkmal. Es ist desshalb nicht anzunehmen, dass das Zeichnungsgesetz für jede Gruppe ein verschiedenes sei, wie es z. B. Simroth für die Entwicklung der Zeichnung bei Nacktschnecken behauptet. Der Grundzug, der sich ergiebt, wenn wir die Zeichnungsentwicklung innerhalb der verschiedenen von mir unter-

suchten Gastropodengattungen vergleichen und der in dem EIMER-schen Zeichnungsgesetz seinen Ausdruck findet, bleibt derselbe. Es brauchen, um einen solchen Zusammenhang nachzuweisen, nicht alle Gattungen in dem gleichen Punkt der Entwicklungsreihe einzusetzen, es können durch Überspringen einer oder der anderen Zwischenstufe in abgekürzter Entwicklung scheinbare Lücken entstehen, oder plötzlich neue Eigenschaften auftreten (Halmatogenesis, EIMER), es muss dem einzelnen vielleicht untergeordneteren Zeichnungscharakter der Spielraum gelassen werden, in dieser oder jener Art eine besondere Rolle zu spielen und Seitenzweige zu bilden, deren Zusammenhang mit dem Hauptstamm vielleicht schwer nachzuweisen sein mag (Heterepistase, EIMER), es werden endlich auch diejenigen Gattungen und Arten in das Zeichnungsgesetz einzufügen sein, die vielleicht lange Zeit hindurch auf einer und derselben Stufe stehen bleiben (Genepistase, EIMER). Die Entwicklungsstufen der Zeichnung, die wir innerhalb der Gattungen der Meeresschnecken erkennen, sind nicht neue Gesetze, sie bieten nur mehr oder weniger vollständige Bruchstücke eines allgemeinen gesetzmäßigen Entwicklungsganges.

Die größte Veränderlichkeit in der Zeichnung bietet uns die Gattung Conus, welche an Artenzahl, wenn wir von den Mitren absehen, auch alle anderen untersuchten Gruppen weit übertrifft. Am häufigsten finden wir Längszeichnung in Form von Längslinien und Punktreihen, zwischen denen sehr häufig fleckenweise, namentlich an Bänderstellen, eine dunkle Grundfärbung auftritt. Nach den Abbildungen von REEVE zu urtheilen, besitzen von 283 Arten 169 (128 + 41) Längszeichnung, während die verschiedenen Formen der Querzeichnung auf die übrigen 114 Arten vertheilt sind.

Anders ist das Verhältnis bei den Voluten. Unter 47 von CHEMNITZ abgebildeten Formen finde ich bei 16, also bei nur $^1/_3$, Längszeichnung und unter diesen trägt nur eine einzige, V. vexillum Chem., einigermaßen ursprüngliche Längsstreifen. Dagegen sind die Vertreter derselben Gattung aus dem Tertiär größtentheils, wie erwähnt, durch feine, regelmäßige Längsstreifung ausgezeichnet. Die Dreiecks- oder Netzzeichnung, welche bei den Voluten am weitesten verbreitet ist, entwickelt sich nicht so vollkommen, wie bei Conus, da die Querstreifen nicht ganz mit einander verschmelzen, so dass das Zustandekommen der Zeichnung immer deutlich ersichtlich bleibt. Auch eine Zeichnung wie die von Conus nocturnus Brug. fehlt bei den Voluten und wahrscheinlich desshalb, weil bei dieser Gattung viel weniger Grundfärbung auftritt als bei Conus.

Bei Mitra, Terebra und Strombus kommt es überhaupt nicht zur Bildung von Dreieckszeichnung. Während bei den ersten Gattungen in Bezug auf ihre Zeichnung ein deutlicher Entwicklungsstillstand (Genepistase) stattfindet, so dass Längszeichnung fast allgemein verbreitet ist und Querstreifung selten vorkommt, bildet sich bei Strombus ausschließlich Querstreifung aus, die, wie vorhin beschrieben, in eine sekundäre Bildung von Längsbändern abändert.

Verwandtschaftsbeziehungen der Gehäuseschnecken des Meeres auf Grund der Entwicklung ihrer Skulptur und Zeichnung.

Wenn wir die Entwicklung der Zeichnung und der Skulptur innerhalb einer Gattung von Meeresschnecken verfolgen, so muss es auffallen, dass beide Faktoren in ihren Abänderungen meistens gleichen Schritt halten, so dass die in Form und Skulptur höher ausgebildete Schale auch die fortgeschrittenere Zeichnung trägt. Nicht in allen von mir untersuchten Gattungen finden sich diese Beziehungen in gleich deutlicher Weise ausgesprochen. Bei Conus treffen wir z. B. bei sehr variabler Zeichnung nur Überreste einer Skulptur und bei Strombus bildet sich beides fast nur nach einer Richtung aus.

Bei Weitem die günstigsten Verhältnisse, um die aufgestellte Behauptung zu beweisen, bietet uns die Gattung Voluta. Eine Zusammenstellung der verschiedenen Voluten-Arten zeigt uns, dass sie sich einerseits durch ihre verschieden gestalteten Schalen an die Mitren, andererseits an die Cymbien anschließen. Während nämlich die einen mit langgestrecktem Gehäuse und spitzigem Wirbel große Ähnlichkeit mit gewissen Mitra-Arten haben, stehen die anderen, welche meistens ein weites aufgeblasenes Gehäuse besitzen, mit großen helixartig gewundenen Embryonalumgängen, der Gattung Cymbium sehr nahe. Neben den Vertretern dieser beiden Gruppen finden sich Zwischenformen (Kreis von Voluta musica), die es wahrscheinlich machen, dass die mehr cymbiumartigen Voluten von dem sich an Mitra anschließenden Hauptstamme abgezweigt sind.

Eben so verschieden wie in der Form ihres embryonalen und späteren Gehäuses verhalten sich die Voluten in Bezug auf Skulptur und Zeichnung. Die erste Gruppe nun fasst den Kreis Lapponica und Vertreter des Kreises Musica. Die Species musica L. selbst steht der zweiten Gruppe sehr nahe.

Mit wenig Ausnahmen — nur die den Übergang zu V. vespertilio L. bildende Varietät von V. musica L. macht eine solche — ist das Embryonalgehäuse der erstgenannten Gruppe skulpturlos. Auf den spä-

teren Umgängen ist, wie bei Strombus, ein allmähliches Übergehen der Rippen in Knoten zu verfolgen. Die Knoten stehen meistens senkrecht auf dem Kiel und werden häufig auf dem letzten Umgang von einem mehr oder weniger engen Kanal durchsetzt, so dass sie sich der Stachelbildung nähern. In diesem Stadium biegen sie sich etwas nach auf- und rückwärts. Die Zeichnung der Schalen besteht vorherrschend in einer mehr oder weniger abgeänderten Längsbänderung oder in einfacher Querzeichnung.

Bei der zweiten Gruppe trägt das Embryonalgehäuse Rippen (Kreis Vespertilio), wird jedoch bei weiter fortgeschrittenen Arten wieder glatt. Auf den späteren Umgängen bilden sich stachelartige Fortsätze, die, so lange sie klein, massiv sind, später aber nach dem Mundsaum zu offene Röhren bilden, die sich gegen den oberen Theil der Schale zu zackenförmig umbiegen. Bei Cymbium sind die Dornen am breitesten und stehen am weitesten offen. Die Stacheln von Voluta vespertilio L. und verwandten Arten stehen auf rippenartigen Wülsten und sind größtentheils mit Schalensubstanz ausgefüllt. Die Zeichnung der hierher gehörigen Voluten besteht meistens in einer ausgesprochenen Dreieckszeichnung, ist also eben so, wie Form und Skulptur der Gehäuse, viel weiter entwickelt.

Unter den fossilen Volutenarten scheinen die Formen mit breitem Embryonalgehäuse und Zickzack- oder Dreieckszeichnung vollständig zu fehlen (20, p. 691). Nur eine in den Sables moyens des Eocän von Valmondois gefundene Form, welche Deshayes als Voluta strombiformis Nob. bestimmt und die ähnliche Knoten auf der nicht embryonalen Schale trägt, wie V. musica, hat breitere Anfangswindungen, welche in ihren Dimensionen dem Embryonalgehäuse einer musica-Varietät ungefähr gleichkommen (3, p. 687, Taf. XCII, Fig. 13 u. 14). Dagegen sind die Voluten mit mitraartigen Anfangswindungen und feiner Längsstreifung sehr häufig in den Schichten der Kreide und hauptsächlich des Tertiärs vertreten und unterscheiden sich oft nur wenig von recenten Formen.

Ich habe schon früher erwähnt, dass sich bei fossilen Schalen viel häufiger Rippenbildung findet, als bei recenten. Knoten und Stacheln scheinen außerdem stets massiv zu sein und häufig trifft man, hauptsächlich auf jugendlichen Windungen, bei einzelnen Arten auch auf späteren Umgängen (V. cythara Lam. aus dem Grobkalk von Grignon 20, p. 699, Taf. CCXIII, Fig. 31) mehrere über einander stehende Reihen feinerer Knötchen, die durch die Kreuzung von Längs- und Querrippen entstanden sind.

Bei Voluta crenulata Lam. (3, Taf. XCIII, Fig. 7—9, p. 693) erstrecken sich die Knötchenreihen auf die ganze Fläche des letzten Umgangs und beginnen auf der dritten Windung nach dem Embryonalgehäuse. Die zwei vorhergehenden Umgänge tragen, so viel aus der Abbildung zu erkennen ist, nur glatte Querrippen, also wäre hier das Auftreten von Längsleisten als eine kurz andauernde Abweichung von der ursprünglichen Skulpturform anzusehen.

Nach diesen allgemeinen Gesichtspunkten, welche nur als Beweis dafür dienen sollten, dass Schalenform, Skulptur und Zeichnung in nahen Beziehungen zu einander stehen, bezw. gleichlaufend sind, muss ich, um die Verwandtschaftsverhältnisse der Arten innerhalb der Gattung Voluta erörtern zu können, näher auf deren Zeichnung, Skulptur und Schalenform eingehen.

Entwicklung der Skulptur und Zeichnung auf Schalen der Gattung Voluta[1].

Am nächsten der tertiären Voluta lineolata Nob., steht Voluta vexillum Martini, die einzige recente Form, welche die früher viel häufigere Längsstreifung aufweist. Die Streifen sind bei V. vexillum Martini allerdings nicht mehr gleich breit, es wechseln vielmehr schmälere Linien mit breiteren ziemlich regelmäßig ab. Während die schmäleren Linien an verschiedenen Stellen verlöschen, tritt zwischen den Längsstreifen in quer verlaufenden Zickzackflecken Grundfärbung auf. Eine Varietät derselben Art, welche ich, wie die vorige, aus dem Großherzogl. Naturalienkabinet zu Karlsruhe erhalten habe, unterscheidet sich von der beschriebenen durch breitere Längsbänder,

[1] Die Abbildungen für Voluta finden sich 16, Bd. V, 2. Heft: V. aulica Lam., Taf. XXXII, Fig. 2, 3; V. fulminata Lam., Taf. XXII, Fig. 5, 6; V. fusiformis Sow., Taf. XXXVII, Fig. 3; V. hebraea L., Taf. XXI, Fig. 5, 6; V. imperialis Lam., Taf. XVIII, XIX, XX, Fig. 1, 2; V. junonia Chem., Taf. XXVII, Fig. 1, 2; V. lapponica L., Taf. XXXV, Fig. 1—4; V. magnifica Chem., Taf. XXIII, XXIV; V. musica L., Taf. XXI, Fig. 1—4; V. magellanica Chem., Taf. XXXI, Fig. 5, 6, XXXII, Fig. 4; V. polyzonalis Lam., Taf. XX, Fig. 3, 4; V. scapha Gm., Taf. XXX, Fig. 5, 6, XXXIII, Fig. 5, 6, XXXIX, Fig. 1, 2, XL, Fig. 1; V. serpentina Lam., Taf. XXXVI, Fig. 1, 2; V. undulata Lam., Taf. XXV, Fig. 3, XXX, Fig. 3, 4; V. vespertilio L., Taf. XX, Fig. 5, XXII, Fig. 1, 2, 3, XXVIII, Fig. 7, 8, LXXXIV, Fig. 1—4; V. vexillum Chem., Taf. XXXIII, Fig. 1, 2, XXXV, Fig. 5, 6.

Die Abbildungen für Cymbium finden sich 16, Bd. V, 2. Heft: Cy. aethiopum L., Taf. XXXIX, Fig. 3—5, XLI, Fig. 4; Cy. armatum Lam., Taf. XLI, Fig. 1, 2; Cy. olla L., Taf. XLVII, Fig. 1; Cy. proboscidale Lam., Taf. XLIX, Fig. 1, 2; Cy. Melo Soland., Taf. XXXI, Fig. 7, 8, XL, Fig. 2, 3.

welche aus je zwei schmalen Streifen gebildet sind, die sich am Mundsaum wieder von einander trennen. Die Zwischenstreifen sind noch nicht ganz verlöscht und treten besonders ein Stück weit vor dem Mund recht deutlich auf. Die Schale dieser Varietät steht, nach Skulptur und Form zu urtheilen, auf einer höheren Entwicklungsstufe, als die der ersten Varietät. Während bei Varietät 2 der letzte und vorletzte Umgang Knoten tragen und die Lippe der Endwindung strombusartig verbreitert erscheint, beginnt bei der ersten Varietät die Knotenbildung auf dem letzten Umgang und die Lippe erweitert sich nur mäßig. Spuren früherer Rippen sind dagegen auf den vorhergehenden Windungen in regelmäßig verlaufenden Anwachsstreifen vorhanden. Dadurch schließt sich Varietät 1 näher als Varietät 2 an die fossile V. lineolata Nob. an, welche ebenfalls auf den ersten Windungen feine Querrippen besitzt, die auf dem letzten Umgang durch eine Doppelreihe kleiner Knoten ersetzt werden (3, p. 68 f., Taf. XCII, Fig. 11 u. 12). Auch die Gestalt der Endwindung, sowie der Farbenton der Längslinien von V. lineolata Nob. entspricht vollkommen der Varietät 1 von V. vexillum Martini.

Von einer längsgestreiften Grundform ausgehend, leiten sich die Zeichnungen der Voluten dadurch ab, dass entweder, wie bei dem Formenkreis V. musica Lam. eine theilweise, oder, wie bei V. lapponica, eine vollkommene Auflösung der Streifen in Punktreihen stattfindet.

Die charakteristischen Zeichnungsabänderungen, welche wir innerhalb des Formenkreises Musica antreffen, sind kurz folgende: Zonen mit feinen Längsstreifen wechseln ab mit solchen, in denen die Streifen in Punktreihen aufgelöst sind. Es tritt stellenweise Querstreifung auf, welche schließlich vorherrschend wird und eine aus feinen Dreiecken bestehende Netzzeichnung hervorbringt.

Schon im Tertiär findet sich eine Form, Voluta Branderi Defr., die sich dadurch von den übrigen längsgestreiften Arten unterscheidet, dass die feinen über ihre Schale verlaufenden Streifen in drei bestimmten Gruppen angeordnet sind. Ein solches Zeichnungsschema, das sich selbst wieder aus einer regelmäßig vertheilten Längsstreifung herausgebildet hat, wie wir es bei einer sehr seltenen Varietät von Conus figulinus beobachten, liegt den Formenkreisen Musica und Vespertilio zu Grunde.

Von jetzt lebenden Arten zeigt diese Eigenthümlichkeit der Trennung in Streifenzonen eine Varietät von V. polyzonalis Lam., die

aber mit der fossilen Voluta Branderi im Bau ihrer Schale keine verwandtschaftlichen Beziehungen aufweist und außerdem vier Binden besitzt. Die von Chemnitz als Grundform dieser Art bezeichnete Schale hat in Punkte aufgelöste Streifen.

Bei den übrigen zum Formenkreis Musica gehörenden Voluten besteht die Zeichnung in einem meistens aus Querstrichen, bei weniger weit entwickelten Formen aus Punkten oder auch aus Längslinien bestehenden Band an der Oberseite, und vier Bändern an der Unterseite der Schale, von denen meistens das erste und dritte in Punkte aufgelöst ist, während in den übrigen die Streifen noch ganz bestehen oder nur zum Theil, wie bei Voluta guinaica Lam. Punktreihen bilden. Bei der Grundform Voluta musica L. ist das beschriebene Zeichnungsschema am beständigsten und ändert nur darin ab, dass bei den einen mehr, bei den anderen weniger Grundfärbung auftritt, die verbunden mit den Punktreihen quere Zickzackzeichnung hervorbringt. Die Querzeichnung beginnt stets an der Oberseite der Schale, tritt dann in den Streifenzonen auf und verbreitet sich schließlich über die ganze Schale. Auch beobachtet man bisweilen Anfänge von Dreieckszeichnung. Die Zonen, in welche die Zeichnung geschieden ist, sind von gröberen Flecken begrenzt, die bei den einzelnen Exemplaren ebenfalls in der Größe variiren.

Während Chemnitz ein Exemplar von Voluta guinaica Lam. abbildet (16, Bd. V, Hft. 2, Taf. XXVI, Fig. 7, 8), welches, wie oben erwähnt, in allen Bändern Punktreihen hat, liegt mir ein Exemplar derselben Art vor, welches sich in der Großherzogl. Naturaliensammlung in Karlsruhe befindet, auf dem sich die Punkte durch Hinzutreten von Grundfärbung zu queren Zickzackbändern vereinigen, die über die ganze Schale verlaufen. Nur stellenweise treten noch Punktreihen auf, doch genügen dieselben, um die Musica-Zeichnung wieder zu erkennen. In den Begrenzungsflecken der Bänder fließen die Zickzackstreifen meistens zusammen, so dass sie sich von hier aus zu gabeln scheinen.

Auch bei Voluta chlorosina Lam. ist ein deutliches Hervortreten der Querzeichnung bemerkbar. Da die Schale sehr pigmentreich ist, so kommt die Musica-Zeichnung nur an der Lippe eine Strecke weit zum Vorschein. Die übrigen Varietäten von Voluta musica zeigen keine so große Neigung zur Querzeichnung. Voluta carneolata Lam. unterscheidet sich nur dadurch von der Grundform, dass die Schale etwas gelbroth gefärbt ist, während die V. musica-Schalen meistens weiß oder grauweiß sind. Voluta sulcata Martini hat, so viel sich nach der Chemnitz'schen Abbildung und

Beschreibung (16, Bd. V, Hft. 2, Taf. XXXIV, Fig. 11 u. 12) beurtheilen lässt, theils längsverlaufende Punktreihen, theils Längslinien.

Die ursprünglichste Zeichnung in dem Formenkreis musica hat demnach Voluta polyzonalis Martini und wahrscheinlich V. sulcata Martini. Eine Umbildung der auf Zonen vertheilten Längslinien und Punktreihen finden wir bei Voluta guinaica Lam. und V. chlorosina Lam., mit entschiedener Neigung zu Querstreifung und nach einer anderen Richtung zu Dreieckszeichnung bei V. musica L. und carneolata Lam., bei welchen aber eine Trennung der Zeichnung in vier Zonen erhalten bleibt.

In Schalenform und Skulptur unterscheidet sich nur Voluta musica in wesentlichen Punkten von den anderen Varietäten der Voluta sulcata Martini, sie besitzt neben der ursprünglichen Zeichnung auf der letzten Windung zahlreiche längsverlaufende Leisten, die an tertiäre Formen erinnern. Ihr Embryonalgehäuse ist etwas breiter als dasjenige von Voluta guinaica Lam. und chlorosina Lam., welches glatt und spitzig ist und von Rippen tragenden Windungen gefolgt wird. Die Rippen sind bei beiden Formen breit und ermangeln der Knoten am Kiel. Bei V. musica L. und V. carneolata Lam. sind die Knoten am Kiel der letzten Windung meistens sehr stark entwickelt und erlangen bisweilen, besonders bei Voluta musica, ein dornförmiges Aussehen. Auf den jüngeren Umgängen sind die Knoten in demselben Maße ausgeprägt, als es bei den vorher genannten Vertretern dieses Formenkreises der Fall ist. Das Embryonalgehäuse von V. musica L. ist meistens glatt, aber breiter als bei den übrigen Formen. Von besonderer Bedeutung für die Ableitung des Formenkreises Vespertilio ist neben den Anfängen einer Dreieckszeichnung das Vorkommen von Skulpturanfängen auf den embryonalen Windungen einzelner Individuen. Die kleinen Rippen, welche zuerst als weiße Querstreifen erscheinen, später erhaben werden, sind, bei einem mir vorliegenden Exemplar aus der Sammlung des Zoologischen Instituts zu Tübingen, auf der letzten embryonalen Windung in der Zahl von 18 vorhanden. Auf der ersten Windung des späteren Gehäuses befinden sich nur noch zwölf Rippen, welche am Ende des Umgangs durch kleine in ihrer Mitte befindliche Erhebungen die Stelle bezeichnen, an der später Knotenbildung auftritt.

Auf das Zeichnungsschema des Formenkreises Musica lässt sich sowohl die Zeichnung von Voluta hebraea L. als auch diejenige des Formenkreises Voluta vespertilio L. zurückführen. Wir können bei beiden Formen, ausgenommen die weiter abgeän-

derten Varietäten von V. vespertilio L., vier Bänder an der Unterseite deutlich unterscheiden, welche den Zonen von Musica entsprechen. Der Pigmentreichthum von Voluta hebraea L., die Neigung der vier Bänder sich in schmälere Streifen zu spalten und die quergestellten Begrenzungsflecke der Bänder verrathen eine nähere Beziehung dieser Volute zu V. chlorosina Lam., während die aufgetriebene Endwindung mit ihren kräftig entwickelten Dornen als weiteres Entwicklungsstadium der Form Voluta musica L. aufgefasst werden kann. Das ziemlich spitzige Embryonalgehäuse und die breiten Rippen auf den jungen, nicht embryonalen Windungen erinnern wieder mehr an V. chlorosina Lam. und V. guinaica Lam., während sich vom vierten nicht embryonalen Umgang ab deutliche Knoten entwickeln, die auf der Endwindung ähnlich wie bei einigen Individuen von V. musica L. zu Stacheln werden und von einem kleinen Kanal durchsetzt sind. Sie sind wie dort leicht hakenförmig, und nach rückwärts und aufwärts gekrümmt.

Schon auf der ersten Rippen tragenden Windung bezeichnet eine Einschnürung der Rippen die Stelle, wo später Kiel und Knoten entstehen. Endlich sei noch erwähnt, dass das glatte weiß oder gelblich gefärbte Embryonalgehäuse seitlich über die darauf folgende Windung hinausragt und Neigung hat schief zu werden. Ähnliches beobachten wir bei den Embryonalwindungen von Voluta carneolata Lam. Im Gegensatz zu Voluta hebraea L., welche in Bezug auf Skulptur und Gehäuseform zuerst die Charaktere anderer Varietäten und später erst die von Voluta musica L. zum Ausdruck bringt und in ihrer Zeichnung am meisten Ähnlichkeit mit V. chlorosina Lam. behält, schließt sich Voluta vespertilio L. zunächst an V. musica L. an. Eine von Chemnitz abgebildete Varietät (16, Taf. XXVIII, Fig. 7 u. 8) zeigt wie die Zeichnung ursprünglich in vier Zonen angelegt ist, wovon die erste und dritte aus Punkten bestehen, die entweder ganz getrennt sind, oder nur wenig mit einander verschmelzen. Die zweite und vierte Zone, in welchen auch, wie bei Voluta musica L., Grundfärbung in Form von Querstreifen auftritt, ist aus zahlreichen querverlaufenden Zickzackstreifen gebildet. Die übrigen Zeichnungsvarietäten von Vespertilio entstehen dadurch, dass sich die Querstreifen entweder auch auf die erste und dritte Zone ausdehnen, oder dass sich in den genanten Zonen die Punkte zu einer feinen aus kleinen Dreieckchen bestehenden Netzzeichnung verbinden, während in der zweiten und vierten Zone große Dreiecke zu Stande kommen. Ihre Begrenzungen werden durch dunkle,

feine, querverlaufende und unter sich parallele Streifenüberreste gebildet[1].

Das Embryonalgehäuse von Voluta vespertilio L. ist noch breiter als dasjenige von Voluta musica L., regelmäßig gewunden und trägt vom zweiten Umgang an kleine Querrippen, die in der Mitte des sichtbaren Theiles der Windung anfangen knotig zu werden. Bisweilen verschwinden die Rippen auf dem letzten Stücke der embryonalen Endwindung. Auf den späteren Umgängen treten an Stelle der Erhöhungen der embryonalen Rippen stachelförmige Knötchen auf, die von einem Kanal durchsetzt sind, auf dem letzten Umgang an Größe zunehmen und wie bei Voluta hebraea L. nach aufwärts und rückwärts gekrümmt sind. Die äußerste Spitze der Stacheln bleibt, sobald dieselben größer werden, hohl, so dass sie nach vorn offene Rinnen darstellen. Vor dem Mundsaum tritt bisweilen ein Knoten auf, der in seiner Gestalt an die Knoten von Voluta musica L. erinnert. Die Rippen schwinden schon auf der ersten nicht embryonalen Windung an der Oberseite vollkommen. Nach unten setzen sie sich auf sämmtlichen Umgängen ein Stück weit fort. Bei einigen Exemplaren von Voluta vespertilio L. überdeckt die zweite nicht embryonale Windung die vorhergehende an einer Seite fast vollständig, eine Erscheinung, die auch bei einzelnen Individuen von Voluta musica L. anzutreffen ist, sich aber dort weniger entwickelt zeigt, als bei Voluta vespertilio L.

Andere mit Voluta vespertilio L. nah verwandte Formen sind V. serpentis Lam., V. serpentina Lam., V. mitis Lam., V. aulica L. und V. imperialis Lam., auch V. magnifica Chem. ist zu diesem Formenkreis zu stellen.

In ihrer Zeichnung sind sich alle genannten Voluten sehr ähnlich. V. serpentis Lam. ist etwas heller, V. serpentina Lam. und V. mitis Lam. viel dunkler gefärbt. Bei V. aulica L. fehlen die großen Dreiecke und das Pigment ist röthlich. V. imperialis Lam. hat zwei dunkel pigmentirte Bänder, das eine liegt in der Mitte, das andere am unteren Ende der Schale. Ein drittes Band legt sich am oberen Rand unterhalb der Stacheln an. Die Bänder entstehen dadurch, dass sich innerhalb der durch die queren Zickzacklinien gebildeten Dreieckchen Pigment einlagert. Zum Theil bleiben größere

[1] Ein Exemplar von Voluta musica, welches ich in der Karlsruher Sammlung vorfand, ist durch dieselbe Ausdehnung der Querstreifen auf die erste und dritte Zone ausgezeichnet und erinnert darin lebhaft an gewisse Vespertilio-Varietäten, die ganz mit Querlinien bedeckt sind.

Dreiecke in den Bändern bestehen, deren Spitzen, wie bei V. vespertilio L., nach vorn gekehrt sind.

Bei Voluta magnifica Chem. sind keine deutlichen Querstreifen mehr zu beobachten, sie sind in einander geflossen und geben der Schale einen gelblichen Grundton, von dem sich scharf begrenzte, größere und kleinere weiße Dreiecke abheben. Besonders deutlich treten auch hier die Dreiecke in den dunkleren Binden auf.

Allen zum Formenkreis Vespertilio L. gehörenden Arten ist ein breites Embryonalgehäuse gemeinsam, doch trägt dasselbe bei einem Theil Rippen, während es bei anderen glatt wird. Ein Verschwinden der Rippen auf dem letzten Embryonalumgang kommt schon bei einzelnen Exemplaren von V. vespertilio L. vor und wiederholt sich bei V. serpentina Lam., während V. serpentis Lam. und V. mitis Lam. noch ausgesprochene Rippen tragen. V. aulica L. hat noch Spuren von Rippen auf dem zweiten und dritten Embryonalumgang, auf dem vierten sind sie völlig verschwunden; bei V. magnifica Chem. werden die Rippen auf dem vierten Umgang undeutlich. Ein ganz glattes Embryonalgehäuse beobachten wir bei Voluta imperialis Lam. Was die Skulptur der späteren Schale betrifft, so hat ihre Entwicklung auf V. serpentina Lam., V. serpentis Lam. und V. mitis Lam. viele Ähnlichkeit mit derjenigen von V. vespertilio L. Die Dornen auf den Umgängen bleiben jedoch bei allen drei Arten kleiner und verschwinden meistens am Ende des letzten Umgangs. Eine fast vollkommene Rückbildung der Skulptur beobachten wir bei Voluta aulica L. und V. magnifica Chem. Die erstere ist ganz glatt, bei der letzteren haben sich die Knoten zu einem deutlich ausgeprägten Kiele umgebildet, sind aber bisweilen noch in Andeutungen vorhanden. Ein Bestehenbleiben der Dornen finden wir bei Voluta imperialis Lam., während die Rippen hier ganz verloren gehen. Die Dornen werden auf dem ersten Umgang mit Schalensubstanz ausgefüllt, bilden aber später lange an der ganzen Unterseite offene Rinnen. Die Dornen sind in derselben Weise nach rückwärts und aufwärts gekrümmt, wie bei V. vespertilio L., sind aber kürzer und dünner als jene.

Die Schalenformen von V. imperialis Lam. und vespertilio L. unterscheiden sich besonders dadurch, dass der Kiel bei ersterer bedeutend höher liegt und die letzte Windung sich bauchig erweitert. Die Anwachsstreifen bilden an der Oberseite des letzten Umgangs nach vorwärts gekrümmte Bogensegmente, welche stellenweise senkrecht zur Schalenfläche lamellenartig vorspringen und durch ihre

Richtung am Mundsaum eine schalenschlitzartige Bildung veranlassen.

Der Schalenform nach der V. imperialis Lam. sehr ähnlich ist V. scapha Gm. Die Stacheln fehlen jedoch vollständig, statt dessen springt der Kiel, der ebenfalls weit nach oben gerückt ist, stark vor. Die Anwachslinien verlaufen in derselben Richtung wie bei V. imperialis Lam. und die letzte Windung ist stark ausgebaucht. Auf jungen Schalen, deren Kiel viel weniger stark ausgeprägt ist und Spuren von Knoten zeigt, lässt sich erkennen, dass auch hier eine Verschmelzung von Dornen oder Knoten zu einem Kiel stattgefunden hat. Die Zeichnung von V. scapha Gm. unterscheidet sich dadurch von V. imperialis Lam., dass die kleineren Dreieckchen in den Streifen zwischen den Bändern zu großen Zickzackstreifen verschmolzen sind, welche bei den ausgewachsenen Exemplaren zu breiteren, ziemlich weit von einander abstehenden, über die ganze Schale verlaufenden Zickzackbändern werden. Die drei Längsbänder, welche bei V. imperialis Lam. beschrieben wurden, sind bei jungen Schalen sehr breit und zusammenhängend. Im späteren Wachsthum werden sie stellenweise unterbrochen und verschwinden zuletzt ganz.

Durch die eigenthümliche Umgestaltung ihrer Schale vermittelt V. imperialis Lam. den Übergang zu der Gattung Cymbium. Das breite Embryonalgehäuse von Cymbium zeigt bisweilen noch Überreste von Rippen und ist eben so hoch gewunden, wie das von imperialis. Die Skulptur auf der nicht embryonalen Schale von Cymbium ändert dahin ab, dass die rinnenförmigen Stacheln von Anfang an offene Rinnen bilden. Auf dem letzten Umgang nehmen sie an Größe bedeutend zu und erreichen bei einzelnen Arten, z. B. bei Cymbium armatum Lam. (16, Taf. XLIII, Fig. 1 u. 2), ähnliche Dimensionen, wie die Stacheln der V. imperialis Lam. Was die weiteren Umbildungen der Cymbienskulptur und Schalen betrifft, verweise ich auf p. 270. Zeichnung ist bei Cymbium meistens nur noch in Überresten erhalten. Dieselbe besteht gewöhnlich in zwei bis drei Reihen breiter Flecken, welche an denselben Stellen sitzen, wie die dunkeln Bänder von V. imperialis Lam. Bisweilen stehen diese Flecken noch durch quere Zickzackstreifen unter einander in Verbindung, die in der Breite und Anzahl mit denjenigen von V. scapha ungefähr übereinstimmen (z. B. Cymbium armatum Lam. [siehe p. 282]). Ich habe bereits erwähnt, dass die Abänderungen in der Zeichnung-, Skulptur- und Schalenform der Voluten des Kreises Lapponica von den beschriebenen wesentlich verschieden sind.

Wir treffen Punktreihen, welche über die ganze Schale verlaufen, und deren Elemente meistens strichförmig sind. Selten verschmelzen die Punkte zu Fleckenreihen.

Die Punktreihen stehen Anfangs regelmäßig wie bei einzelnen Conus-Arten (Conus stercus muscarum), von denen ich später zu reden habe, durch Hinzutreten von Grundfärbung vereinigen sich deren Elemente zu quer verlaufenden Zickzackstreifen. Diese sind mehr oder weniger gleichmäßig über die Schale vertheilt, bleiben schmal, fallen stellenweise aus oder vereinigen sich zu breiteren Bändern.

Den einzigen Fall, in dem Fleckenbänder auftreten, stellt die in ihrer Zeichnung sehr beständige Art Voluta junonia Chem. dar. Die Flecken sind durch Verschmelzung mehrerer Punkte entstanden und zeigen wenig Neigung andere Kombinationen zu bilden. Die Übergänge von Punktirung zu Querstreifung sind bei den verschiedenen Varietäten von V. lapponica L. deutlich zu verfolgen.

Eine Varietät von V. lapponica L. hat auf der Endwindung Punktreihen, deren Elemente an drei Stellen (am oberen Rand, in der Mitte und am unteren Rand) strichförmig sind. Dieselben stehen theils in ununterbrochenen längsverlaufenden Linien, oder sind zu feinen quer verlaufenden Zickzacklinien angeordnet. An den drei erwähnten Stellen tritt außerdem Grundfärbung auf, welche mit den Punkten Querstreifen bildet. Zwischen dem untersten und mittleren, dem mittleren und oberen Rand liegen schmälere Zwischenstreifen, in welchen noch regelmäßige Reihen feiner Punkte zu finden sind, die bisweilen die Fortsetzung der Querstreifen darstellen.

Bei anderen Varietäten schreitet die Verschmelzung der strichförmigen Elemente der Punktreihen zu Querstreifen weiter fort. Chemnitz unterscheidet noch zwei weitere Varietäten, je nachdem die Zickzackstreifen nur den oberen Theil der Schale einnehmen oder sich über die ganze Schale ausdehnen. Bei letzterer besteht außerdem die Eigenthümlichkeit, dass am Lippensaum wieder Punkte erscheinen, die in Zickzacklinien angeordnet sind.

Die Schale von Voluta lapponica L. hat, obgleich sie größer ist, viel Ähnlichkeit mit der tertiären Form Voluta bulbula Lam. aus dem Grobkalk von Vassy (20, Taf. CCXIII, Fig. 28, p. 697). V. bulbula hat auf der Spindel vier, die recente lapponica sechs Falten, wovon zwei den Charakter von Nebenfalten tragen. Das Embryonalgehäuse ist bei beiden Arten glatt, die zwei oder drei nächsten Windungen tragen feine Rippen, die später verschwinden. Bei einem

Exemplar von V. lapponica tritt vor der Mündung ein vereinzelt stehender Knoten auf. DESHAYES bezeichnet die V. bulbula als wenig veränderliche Form (3, p. 685), Zeichnungsreste sind leider nicht erhalten geblieben. Wegen der Beziehungen zu anderen Arten ist es von Interesse zu erwähnen, dass bei einigen Schalen von V. lapponica die Achse des Embryonalgehäuses mit der Spindelachse einen Winkel bildet, eine Abänderung, die schon bei einer Varietät von V. vexillum damit beginnt, dass durch unregelmäßiges stärkeres Wachsen der zweiten und dritten Windung des Anfangsgehäuses die erste eine schiefe Stellung erhält und nicht mehr genau die Spitze der Spindel bildet. Ferner ist es interessant zu verfolgen, wie sich unter den Formen mit schiefen Anfangsgehäusen die embryonale Entwicklung mehr und mehr verkürzt, so dass wir bei einer Endform V. fulminata Lam. ein Embryonalgehäuse erhalten, welches nur aus einer einzigen umfangreichen Windung besteht.

Von einer ähnlichen Form wie V. lapponica L. muss die mit regelmäßigen Querstreifen versehene V. undulata Lam. abgeleitet werden. CHEMNITZ bildet eine Varietät ab, die außer den Querstreifen in vier Bänder angeordnete, durch Grundfärbung erzeugte Flecken hat. Bei einem mir vorliegenden Exemplar tritt die Grundfärbung wie bei V. lapponica in Querstreifen auf. Das Schiefwerden des Embryonalgehäuses ist auch bei einzelnen Exemplaren von V. undulata Lam. zu beobachten. Die spätere Schale ist vollkommen glatt.

An V. undulata Lam. schließen sich V. fusiformis Sow. und V. magellanica Chem. an. Die Zeichnung besteht bei beiden Formen in quer verlaufenden Zickzackstreifen, die auf den ersten Windungen scheinbar parallel verlaufen, sich aber auf der Endwindung vielfach schneiden, mit einander verschmelzen und durch hinzutretende Grundfärbung an zwei Stellen, in der Nähe des oberen Randes und etwas unterhalb der Mitte, zwei breite Bänder andeuten. Die Zeichnung von V. magellanica Sow. ist noch weiter fortgeschritten, indem bei ihr das Verschmelzen der Zackenlinien schon auf dem vorletzten Umgang beginnt.

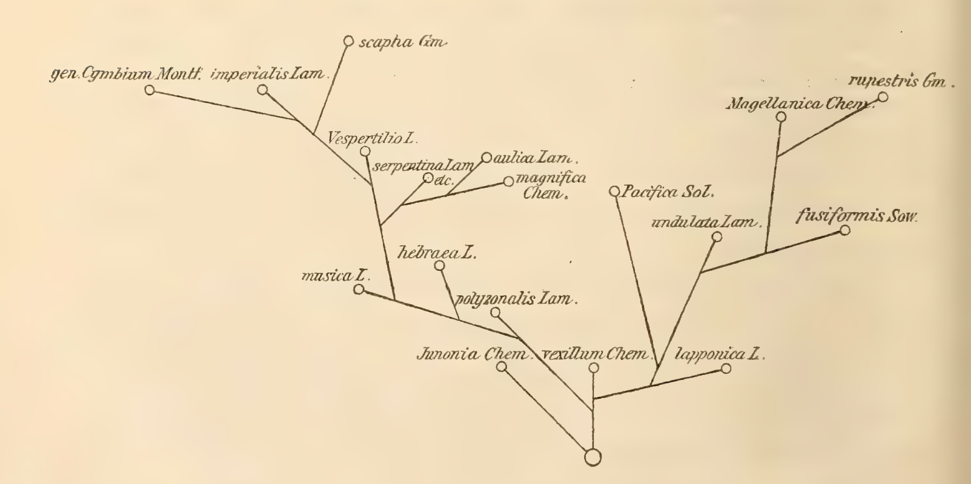
Die Gehäuse beider Formen sind glatt und von spindelförmiger Gestalt. Das Embryonalgehäuse, welches aus $1^1/_2$—2 Windungen besteht, ist bei V. fusiformis Sow. etwas schiefer, als bei V. undulata Lam., bei V. magellanica Chem. besteht es nur aus $1^1/_2$ Windungen und steht mit seiner Achse vollkommen rechtwinklig zu der des späteren Gehäuses.

Eine weitere Art mit schief aufsitzendem Embryonalgehäuse und undulata-Zeichnung ist V. fulminata Lam. Sie unterscheidet sich von den vorhergehenden Arten dadurch, dass ihr Gehäuse bei kleinen Exemplaren auf allen, bei großen auf allen mit Ausnahme der letzten Windung Rippen trägt. Ferner verlaufen Längsrillen über die Schale, die jedoch auch auf der Endwindung großer Exemplare verschwinden.

Das Embryonalgehäuse von V. fulminata besteht nur aus einem Umgang, selten aus $1^1/_2$. Die Zeichnung der Schale ist bei kleinen Exemplaren von der Undulatazeichnung wenig verschieden, bei großen ausgewachsenen Individuen verschmelzen die Zackenlinien wie bei V. fusiformis und V. magellanica.

Dieselbe Entwicklungsstufe der Zeichnung beobachten wir bei V. pacifica Sol., einer Art, welche die Endform einer zur eben besprochenen parallelen Reihe bildet. V. pacifica hat ein normal aufsitzendes Anfangsgehäuse, ihre Zeichnung ist der von fusiformis sehr ähnlich, nur sind die beiden Bänder, bei einigen Individuen wenigstens, deutlicher ausgeprägt. Die ersten nichtembryonalen Windungen tragen Rippen, die folgenden Knoten am Kiel und die Umgänge haben ungefähr dieselben Dimensionen wie bei V. lapponica.

Von diesen Gesichtspunkten ausgehend, welche uns durch das vergleichende Studium der Schalenform, Skulptur und Zeichnung eröffnet werden, gestalten sich die verwandtschaftlichen Beziehungen der besprochenen Volutenarten so, wie ich es in beistehendem Schema übersichtlich darzustellen versucht habe:



Die Endformen der mit V. lapponica beginnenden Reihe weichen von der den tertiären Voluten zunächststehenden, und unter den lebenden Formen die ursprünglichsten Charaktere tragenden V. vexillum nicht so weit ab, als es bei den Endformen der Musica-Reihe der Fall ist. Es gilt dies sowohl für die Schalenform, als auch für Skulptur und Zeichnung. Wir beobachten jedoch, dass besonders für die letztere in beiden Reihen die Entwicklungsrichtung dieselbe bleibt. Längsverlaufende Punktreihen, Querlinien, Dreieckzeichnung, Längsbänderbildung, sind die Hauptstufen, welche die Zeichnung durchläuft, die Verschiedenheiten werden durch untergeordnete Verhältnisse, wie Anordnung der Punktreihen, Breite der Querstreifen, verschieden starke Grundfärbung etc. hervorgebracht. In Bezug auf die Entwicklung ihrer Skulptur unterscheiden sich die beiden Reihen sehr bedeutend. Während bei den Musica- und Vespertilio-Arten kräftige Rippen und Knoten zur Ausbildung kommen, die erst in den letzten Gliedern einer glatten Schale Platz machen, finden wir innerhalb der zweiten Reihe fast ausschließlich glatte Formen, die nur in Gestalt und Stellung der Embryonalwindungen eine höhere Entwicklung verrathen. Es scheint mir jedoch, dass wir es sowohl bei den merkwürdig gewundenen Cymbium-Schalen, als auch bei den schief gestellten Anfangswindungen der V. fusiformis etc. mit Formen zu thun haben, die an das Pathologische grenzen.

Da wir in dieser Weise umgebildete Volutenschalen im Tertiär nicht vorfinden, so müssen wir annehmen, dass wir parakmastische Degenerationserscheinungen vor uns haben, die vor Allem die Skulptur — wie bei den Ammoniten (25, p. 44) — in zweiter Linie aber auch Form und Zeichnung des Schneckengehäuses ergreifen.

Entwicklung von Skulptur und Zeichnung auf Schalen der Gattung Strombus[1].

Wir beobachten bei dieser Gattung, dass nicht nur wie bisher die Entwicklung der Schale Hand in Hand mit der Umbildung ihrer

[1] Die Abbildungen für Strombus finden sich 16, Bd. IV: St. bituberculatus Lam., Taf. III, Fig. 2, 3; St. Campbelli Gray, Taf. XIV, Fig. 2; St. canarium L., Taf. VII, Fig. 4; St. epidromis L., Taf. VII, Fig. 7; St. fasciatus Born, Taf. IX, Fig. 1—3; St. gibberulus L., Taf. VIII, Fig. 8—9, 11; St. Isabella Lam., Taf. VII, Fig. 3; St. latissimus L., Taf. II, Fig. 1; St. Luhuanus L., Taf. VIII, Fig. 1, 2, 10; St. marginatus L., Taf. VII, Fig. 2; St. Mauritianus Lam., Taf. XIV, Fig. 4—6; St. succinctus L., Taf. VII, Fig. 1; St. variabilis Sow., Taf. IV a, Fig. 1, 2; St. vittatus L., Taf. VII, Fig. 5, 6, 8, 9.

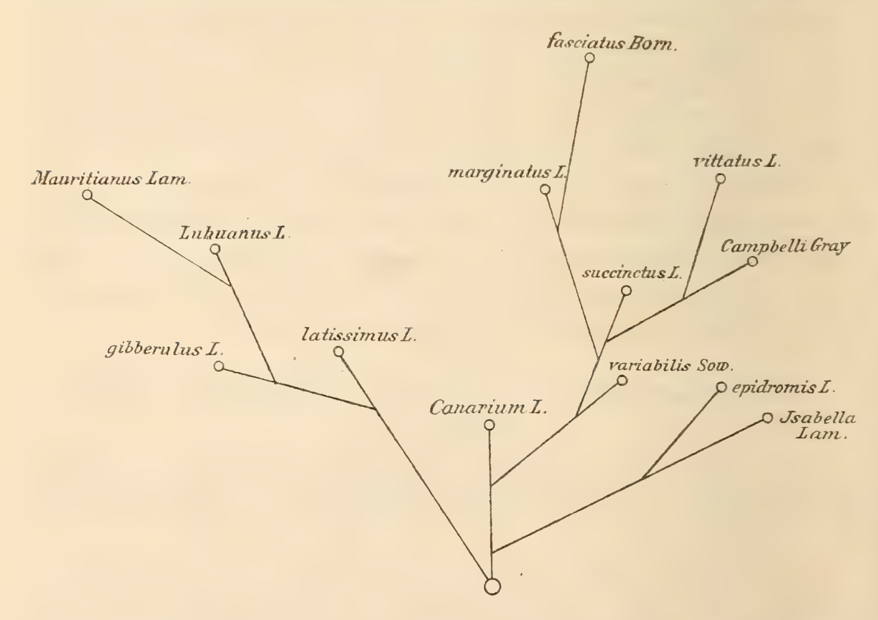
Zeichnung geht, sondern dass die Form der Schale einen unmittelbaren Einfluss auf die Gestaltung der Zeichnung ausübt, indem bestimmte Umbildungen bei ersterer von besonderen Abänderungen der letzteren begleitet sind. Die Abhängigkeit dieser beiden veränderlichen Größen von einander scheint auf einfachen mechanischen Vorgängen zu beruhen.

Dadurch, dass bei Strombus die primäre Längszeichnung vollkommen ausgefallen ist, zeigt sich die Mannigfaltigkeit der Zeichnung viel geringer als bei Voluta.

Vergleicht man die Schalen einer größeren Anzahl von Strombus-Arten, so ergeben sich drei Richtungen, nach welchen die Zeichnung der meisten Arten abändert. Sehr selten tritt noch eine vierte hinzu:

1) Die ursprünglich gleichmäßig über die Schale vertheilten quer verlaufenden Zackenlinien (z. B. St. canarium L.) vereinigen sich zu breiteren Streifen (St. latissimus).

2) Es bilden sich breitere längsverlaufende Bänder, in welchen die feinen Querstreifen noch zu unterscheiden sind (St. vittatus L.,



St. Campbelli Gray). Diese Spaltung der Bänder tritt auf der verbreiterten Lippe immer am deutlichsten hervor, sofern sie noch auf den letzten Umgang beschränkt ist (St. variabilis Sow.).

3) Durch Ineinanderfließen der feinen Querlinien entsteht Einfarbigkeit (St. Isabella Lam., St. epidromis L.).

4) Die Zickzack-Querlinien vereinigen sich zu einer kleinen Viereckszeichnung (St. urceus chrysostomus L.).

Nach den in 1 und 4 angeführten Abänderungen tritt noch meistens die Bildung von Längsbändern, wie in 2 und 3 beschrieben wurde, hinzu.

Wie sich demnach die Verwandtschaftsbeziehungen der von mir untersuchten Strombus-Arten auf Grund ihrer Zeichnung gestalten würden, ist aus der vorstehenden schematischen Zusammenstellung ersichtlich. Auch die Entwicklung der Form und Skulptur der Schalen spricht im Wesentlichen für eine derartige Anordnung.

Entwicklung der Zeichnung bei der Gattung Conus[1].

Im Gegensatz zu der vorhergehenden Gattung finden wir bei Conus eine solche Fülle von Zeichnungsmustern, dass sich ohne große Schwierigkeit die Übergänge vom einfachsten bis zum zusammengesetztesten aufstellen lassen. Nachtheilig ist es freilich, dass die Skulptur bei den recenten Formen ganz zurücktritt, welche z. B. bei Voluta werthvolle Anhaltspunkte für den genetischen Zusammenhang der Arten abgegeben hat. Nur die Form des Gehäuses, die Gestalt des Kieles und Schlitzbandes kann zur Kontrolle der durch die Zeichnung erzielten Ergebnisse benutzt werden.

Es lassen sich die Zeichnungsmuster der Conus-Gehäuse auf fünf verschiedene Entwicklungsreihen zurückführen, welche an ihrem Ursprung wenig von einander abweichen, aber dadurch, dass in der einen Reihe diese, in der anderen jene Eigenschaft mehr hervortritt, Endformen erzeugen, deren Aussehen sehr verschieden sein kann. Derartige im Princip ähnliche, aber durch verschiedenstufige Entwicklung von einander abweichend gewordene Zeichnungsmuster

---

[1] Die Abbildungen für Conus finden sich 21: C. achatinus Chem., Fig. 191; C. amadis Chem., Fig. 222; C. araneosus Brug., Fig. 44; C. arenatus Brug., Fig. 92; C. augur Brug., Fig. 7; C. aulicus L., Fig. 134; C. betulinus L., Fig. 67; C. capitaneus L., Fig. 54; C. caledonicus Brug., Fig. 181; C. clavus L., Fig. 194; C. figulinus L., Fig. 160; C. fumigatus Hwass., Fig. 135; C. franciscanus Brug., Fig. 89; C. generalis L., Fig. 48; C. genuanus L., Fig. 81; C. geographus L., Fig. 130; C. hebraeus L., Fig. 104; C. imperialis L., Fig. 60; C. leoninus Chem., Fig. 26; C. leoninus Gm. (16, Bd. II, Taf, LV, Fig. 79); C. litteratus L., Fig. 183; C. magus L., Fig. 190; C. mercator L., Fig. 83; C. nocturnus Brug., Fig. 42; C. omaria Brug., Fig. 177; C. praelatus Brug., Fig. 120; C. quercinus Brug., Fig. 148; C. rubiginosus Brug., Fig. 177; C. stercus muscarum L., Fig. 90; C. stramineus Lam., Fig. 225; C. striatus L., Fig. 179; C. thalassiarchus, Fig. 8; C. tulipa L., Fig. 128; C. vermiculatus Lam., Fig. 104.

finden wir z. B. bei C. aulicus L., C. amadis Chem. und C. araneosus Brug. Die Zeichnung aller dreier Schalen besteht im Wesentlichen aus Dreiecken, welche durch Umbildung von quer verlaufenden Zickzacklinien entstanden sind. Die Größe der Dreiecke ist aber verschieden, eben so die Menge und Vertheilung der Grundfärbung. Während die Grundfärbung bei Amadis an den Bänderstellen von C. generalis (in der Nähe des oberen Randes und in der Mitte der Schale) am dichtesten ist, lassen sich ihre Überreste bei C. aulicus L. auf die breiten quer verlaufenden Zickzackbinden von mediterraneus-Varietäten zurückführen. Bei C. araneosus ist die Zeichnung überhaupt viel dünner, als bei den vorher genannten Arten; zwei Bänder sind oft nur angedeutet. Durch Entwicklungsstillstand ist die Zeichnung von C. vermiculatus Lam. und C. capitaneus L. zu erklären.

Als Resultat einer sprungweisen Entwicklung muss die Zeichnung von C. nocturnus und marmoreus angesehen werden. Innerhalb der verschiedenen Entwicklungsreihen gestaltet sich die Abänderung der Zeichnungen folgendermaßen:

1) Die feinen Längsstreifen, welche die ursprünglichste Zeichnungsform bilden und in C. quercinus Brug. ihren Vertreter finden, lösen sich in Punktreihen auf und es entstehen Formen wie C. litteratus L. Die Punkte verschmelzen zu Flecken (C. leoninus Chem.), diese verbinden sich zu Querstreifen (C. vermiculatus Lam.).

2) Die ursprünglichen feinen Längsstreifen sind theils zu breiteren verschmolzen, theils ausgefallen (C. figulinus L.). Die übrigen, breiteren Streifen lösen sich in Punktreihen auf (C. betulinus L.). Von diesen fallen einzelne aus und es entsteht die Form C. genuanus L. Die Punktreihen ordnen sich zu Bändern an und verschmelzen zu Querstreifen (C. capitaneus L.).

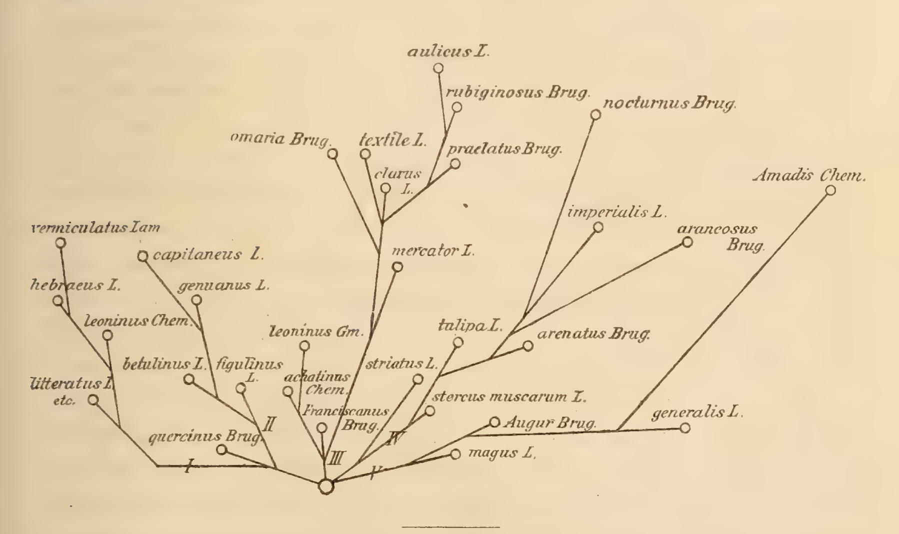
3) Die Längsstreifen lösen sich in Punktreihen auf (C. franciscanus Brug.). Die Grundfärbung, welche nie fehlt, koncentrirt sich zur Zeichnung. Es entstehen erstens regelmäßige, breite querverlaufende Zackenbänder (C. achatinus Chem.). Diese lösen sich in Zackenflecken auf, welche in Form von zwei breiten Längsbändern über die Schale verlaufen (C. nebulosus Soland.). Zweitens werden durch die Punktreihen in Verbindung mit der Grundfärbung zahlreiche feine Zickzackstreifen gebildet, welche sich zu Dreiecks- oder Viereckszeichnung umgestalten (C. mercator L., Conus clavus L. etc.).

4) Die Längsstreifen lösen sich in Punktreihen auf (C. stercus muscarum L.). Durch Querverbindung der Punkte entstehen Flecken, Binden, Dreiecks- und Viereckszeichnung (C. araneosus Brug., C. imperialis L., C. nocturnus Brug.). Bei C. geographus ist endlich eine sekundäre Längsstreifung zu beobachten (sehr deutlich bei einem Exemplar der Tübinger Sammlung), die sich, wie früher beschrieben, aus der netzförmigen Zeichnung entwickelt.

5) Die Längsstreifen lösen sich in Punktreihen auf (C. magus L.). Diese verbinden sich zu querverlaufenden Zickzacklinien (C. augur Brug., C. spectrum L., C. generalis L.).

Durch Auftreten von Grundfärbung an bestimmten Schalenstellen und durch Koncentration der Querstreifen entstehen breitere Längsbänder (C. generalis L. var.). Diese verbreitern sich und können zu Einfarbigkeit führen (C. generalis L. var.). Bei C. amadis Chem. verbinden sich die Querlinien zu Dreieckszeichnung.

Von diesen Gesichtspunkten ausgehend, würden sich die Verwandtschaftsbeziehungen der Arten innerhalb der Gattung Conus folgendermaßen gestalten.



Was die geographische Verbreitung der untersuchten Gastropoden betrifft, so kommt die Mehrzahl derselben im Indischen Ocean vor. Aus kälteren Meeren stand mir nur Conus franciscanus Brug., eine Varietät des Conus mediterraneus, zur Verfügung. Dieser letztere, sowie die anderen Varietäten des Mediterraneus, zeichnet sich beson-

ders dadurch aus, dass sich auf den Schalen noch viel Grundfärbung vorfindet, welche sich allmählich zur Zeichnung koncentrirt. Wir treffen daher bei Mediterraneus keine so ausgesprochene Zeichnung, wie auf den Schalen der in wärmern Meeren vorkommenden Arten, so dass auch hier das Gesetz Anwendung findet, dass in wärmeren Gebieten in Bezug auf Zeichnung höher entwickelte Formen vorkommen als in kälteren Zonen (4f, I. Thl.).

1. Beziehung von Schalenskulptur und Zeichnung zur Gestalt und Beschaffenheit der Manteloberfläche.

Im Allgemeinen wird angenommen, dass die Gastropodenschale einen Abguss des sie absondernden Mantels darstellt und dass aus diesem Grunde sämmtliche Unebenheiten, welche sich auf dem Gehäuse vorfinden, auf der Oberfläche des Mantels vorgebildet sind. Diese Ansicht wird unter Anderem durch Untersuchungen Leydig's über die Entwicklung der Paludina vivipara (15a, p. 135) begründet. Er hat beobachtet, dass der Mantelsaum dieser Schnecke während einer bestimmten Zeit des Embryonallebens an der rechten Seite drei Fortsätze trägt, die Anfangs bloß warzenförmig gestaltet sind, sich aber schließlich zu drei langen, fingerförmigen Mantelfortsätzen ausbilden. Diese Fortsätze erzeugen auf der Schale des Thieres Abgüsse, welche ihrer zunehmenden Größe entsprechen und einer spitz zulaufenden Hohlkehle ähnlich sind. Da diese Hohlkehlen kontinuirlich auf einander folgen, so werden drei Längskämme auf der Schale sichtbar, die man bei flüchtiger Betrachtung für Haare hält, in Wirklichkeit aber sind es Leisten, welche aus dicht hinter einander folgenden, spitz zulaufenden Hohlrinnen gebildet sind. Diese Beobachtung ist um so interessanter, weil sie nicht nur beweist, dass die Hohlrinnenbildung durch eine bestimmte Zeit hindurch bestehende Fortsätze des Mantels verursacht wird, sondern uns gleichzeitig zeigt, auf welche Weise das Wachsthum der Schale von Paludina vivipara in den letzten Stadien des Embryonallebens vor sich geht. Damit nämlich die jeweilige Größe der Fortsätze durch die Größe der auf der Schale befindlichen Hohlkehlen zum Ausdruck komme, ist es nothwendig, dass der Mantel, so oft die Schale eine Vergrößerung erfahren soll, um eine ganze Fortsatzlänge vorrückt und in dieser neuen Lage Kalk absondert. Würde ein allmähliches Weiterrücken des gleichzeitig Kalk abscheidenden Mantels stattfinden, so würde auf der Schale nicht die Form und Größe der Fortsätze, sondern nur deren Spur, die in einer zusammen-

hängenden Längsleiste bestehen müsste, zum Ausdruck kommen. Ich werde später noch von dieser Art des Wachsthums zu sprechen haben, auf welche LEYDIG überhaupt die Entstehung der von Stelle zu Stelle auf der Schale der Meeresschnecken wiederkehrenden Unregelmäßigkeiten zurückführt (14a).

Auch JOHNSTON (11) ist der Meinung, dass die Schale einen bleibenden Abdruck der Form und der Haupteigenschaften des Mantels vorstellt.

Eine von diesen beiden etwas abweichende Auffassung von der Entstehung der Skulptur an der Schalenoberfläche giebt MARTENS (15). Er nimmt an, dass die Querrippen dadurch zu Stande kämen, dass der ganze Mantelrand periodisch Kalk absondere, während die Längsrippen Produkte einer einzigen fortwährend gleichmäßig Kalk abscheidenden Mantelstelle seien.

ZITTEL (27) vertritt die LEYDIG'sche Ansicht, weist aber darauf hin, dass hauptsächlich die Beschaffenheit des Mantelsaumes, welcher die äußere Schalenschicht absondert, für das Aussehen der Schalenoberfläche maßgebend sei, eine Beschränkung, welche besonders in den Fällen, in welchen die Skulptur durch Faltung der Cuticula hervorgerufen wird, zutreffend ist.

Auch die Ergebnisse meiner eigenen Beobachtungen lassen darauf schließen, dass in der That sämmtliche Unebenheiten der Schalenoberfläche auf dem Mantel vorgebildet sind. Bei Trochus turbinatus Born. finden wir z. B. elf bis zwölf Längsrippen (Taf. XI, Fig. 6 u. 7) auf der Schale. Die gleiche Anzahl von Längsleisten sind auf dem Mantel vorhanden und dehnen sich über das vordere Drittel seiner Fläche aus. Die hinteren Theile des Mantels sind eben. Wenn wir die Schale ablösen, so finden wir, dass auch die Lage und Anordnung der Mantelleisten, denjenigen der Schale entspricht. Ähnliches ergiebt sich aus dem Vergleich von Schale und Mantel von Murex trunculus L.

Den Mantel von Schnecken, deren Schale Querrippen tragen, hatte ich noch nicht Gelegenheit zu untersuchen und kann somit nicht darüber entscheiden, ob auch diese Skulpturform in gleicher Weise wie die Längsskulptur auf dem Mantel vorgebildet ist, glaube aber dies annehmen zu dürfen, da die Struktur der beiden Gebilde, wie sich auf mikroskopischen Schliffen nachweisen lässt, vollkommen gleich erscheint. Die Verhältnisse, welche bei Heliciden getroffen werden, berechtigen zu der Annahme, dass nicht nur die gröbere Skulptur von der Gestalt der Manteloberfläche abhängig ist, sondern dass auch die feineren Differenzirungen der Schalenfläche,

die als zarte Quer- und stärkere Längslinien schon auf der Cuticula zum Ausdruck kommen (Taf. XI, Fig. 8) durch abwechselnd erhabene und vertiefte Leistchen auf dem vorderen Theil des Mantels erzeugt werden. Die quer verlaufenden Mantelleisten erstrecken sich in der Richtung der Anwachsstreifen (Taf. XI, Fig. 9) auf der Schale, die Längsleisten entsprechen in ihrer Gestalt und ihrem Verlauf den Längslinien auf der Oberfläche der Gehäuse. Diese letzteren sind, wie ich bereits erwähnt habe, auf der Schale meistens weniger stark ausgeprägt als die Anwachsstreifen und verschwinden auf den letzten Umgängen oft ganz, zeigen also ein ähnliches Verhalten, wie die Längsrippen [1].

LEYDIG hat diese beiden Liniensysteme auf der Schale der Paludina vivipara Lam. schon in den ersten Stadien ihres embryonalen Auftretens beobachtet, allerdings nur bei 420facher Vergrößerung (14a, p. 134). In dieser Periode konnte aber noch kein Vorrücken des Mantels stattgefunden haben.

Bei Heliciden sind die Streifen auf dem embryonalen Gehäuse schon bei 37facher Vergrößerung zu erkennen. Mit wachsender Windungszahl werden besonders die Anwachsstreifen gröber und unregelmäßiger und erscheinen bisweilen, z. B. bei Helix pomatia L., auf alten Individuen als rippenähnliche Bildungen (Taf. XI, Fig. 8). Auf Schnitten durch den Mantel von Helix hortensis, welche senkrecht zu der Richtung der Anwachsstreifen ausgeführt sind, finden wir Erhebungen des Epithels, welche übereinstimmend mit den gegen vorn an Größe zunehmenden Anwachsstreifen am Mantelrand am höchsten sind und sich gegen das entgegengesetzte Ende des Mantels allmählich verflachen und zuletzt ganz verlieren. An den Stellen mit flachem Epithel treffen wir vielfach die einzelnen Zellen durch eine Zinnen bildende Cuticula verbunden, so dass sich hier ebenfalls die Bildung abwechselnd erhöhter und vertiefter Stellen, allerdings in viel kleinerem Maßstab, wiederholt. Die Epithelzellen sind an denjenigen Stellen, wo die Papillen am größten sind, hoch und haben meistens langgestreckte Kerne. Nach hinten werden sie niederer, die Kerne rund. Diese Erhebungen des Epithels stellen Querschnitte der auf dem Mantel zu beobachtenden Querleisten dar. Ähnliche Bilder erhalten wir von den Längsleisten auf Schnitten,

[1] Gegen die Annahme, dass die Anwachsstreifen von Unebenheiten auf der Mantelfläche erzeugt werden, spricht die Ansicht CLESSIN's, welcher ihr Zustandekommen darauf zurückführt, dass das Wachsthum des Periostracums in schmalen Absätzen erfolgt.

die parallel den Anwachsstreifen geführt sind, nur bleiben die Erhebungen viel niedriger.

An der Grenzlinie dieser zottenförmigen Erhebungen des Mantels beobachtet man eine Reihe im auffallenden Licht weiß schimmernder, im durchfallenden Licht, je nach der Einstellung schwarzer bis fast farbloser, dann aber dunkel geränderter Körnchen, welche in Zahl und Lage den Epithelzellen entsprechen und als eine Ausscheidung derselben erscheinen. Bei einzelnen ist ein schaliger Bau zu erkennen. Es ist mir bisher noch nicht gelungen, festzustellen, ob diese Körnchen Kalkkonkretionen sind, die von den Epithelzellen ausgeschieden wurden, wie es GEGENBAUR (6) bei Limacinen beobachtet hat, wo jede Epithelzelle des Vordertheils des Fußes ein größeres Kalkkorn enthielt.

Diese Körnchen liegen besonders dicht am Vordertheil des Mantels. Außer denselben finden sich noch feinkörnige Abscheidungen, die im durchfallenden Licht grau, im auffallenden ebenfalls weiß sind, am vorderen Theil des Mantels am dichtesten liegen und wohl ebenfalls Kalkkörperchen darstellen. Auch LEYDIG beobachtet, dass von Gehäuseschnecken neben gröberen Kalkkonkretionen feinkörniger Kalk ausgeschieden wird (14b). Es steht nun die Frage offen, wo die Bildungsstätte dieser Abscheidungen zu suchen sei. Man findet in dem unter dem Epithel liegenden Bindegewebe zerstreut, und eben so zwischen den Epithelzellen feine Körnchen liegen, die sich im durchfallenden und auffallenden Licht eben so verhalten, wie die soeben beschriebenen feinen Körnchen, von den gröberen Kalkkonkretionen sah ich bis jetzt im Bindegewebe keine deutlichen Spuren. Sollten sich die letzteren unter bestimmten Umständen aus den feinen Körnchen herausbilden?

Außerdem beobachtet man mit braungelb bis schwarz gefärbter Masse erfüllte Bindegewebszellen, deren Inhalt in feiner Vertheilung ein ähnliches Aussehen hat, wie die im Bindegewebe zerstreuten Körnchen, allein bei auffallendem Licht nicht weiß erscheint. Ich bin mir noch nicht klar, ob man es hier mit den von LEYDIG beschriebenen Kalkdrüsen, oder aber mit pigmentirten Zellen zu thun hat[1].

Dadurch nun, dass sich die auf dem Mantel befindlichen Längsleistchen zu breiteren und höheren Leisten umbilden, entstehen auf

[1] LEYDIG sagt (14b, p. 232): »Die Kalkdrüse besteht aus einer Anzahl von Bindegewebszellen, die mit Kalkkörperchen gefüllt sind und sich nach außen durch Intercellularräume des Epithels öffnen.«

der Schale Längsrippen, wie wir es bei Trochus turbinatus verfolgen können[1].

Der Querschnitt jeder Rippe erscheint als eine papillenförmige Erhebung des Mantels, an deren Oberfläche sich zahlreiche hohe Epithelfalten befinden. Ob auch die Querrippen der Schale durch ähnliche Erhebungen hervorgebracht werden, hatte ich bis jetzt noch nicht Gelegenheit zu untersuchen, halte es aber für wahrscheinlich, weil z. B., wie KOKEN beschreibt (13), bei Bellerophontiden ein Übergang der Anwachsstreifen zu Querrippen beobachtet wird. Auch bei KITTL fand ich an verschiedenen Stellen die Bemerkung, dass die Rippen zuerst als verdickte Anwachsstreifen erscheinen. Außerdem geben Querschliffe von Rippen dasselbe Bild, wie solche von Anwachsstreifen, natürlich in vergrößertem Maßstab.

Die Annahme einer periodischen Kalkabsonderung von den die Querrippen bildenden Manteltheilen, wie sie MARTENS voraussetzt, ist nicht nothwendig, wenn die Vergrößerungen der Schale ruckweise geschehen, wie es bei Paludina vivipara nothwendig vorausgesetzt werden muss, um das Zustandekommen der Hohlkehlenbildung zu erklären. Auch zahlreiche Beobachtungen, welche ich an bauenden Heliciden gemacht habe, lassen auf ein solches ruckweises Wachsen der Schale schließen. Zuerst wird ein strukturloses, feines Häutchen gebildet — wahrscheinlich von der inneren Seite der Fläche des Mantelrandes, an der sich zahlreiche Schleimdrüsen befinden —, das an die Deckel erinnert, welche die Schnecken bei großer Trockenheit abzuscheiden pflegen und von dem Rande des Mundsaumes nach der Unterlage, auf der die Schnecke sich bewegt, gespannt ist. Unter dem Schutz dieses Häutchens rückt der Mantel mehr oder weniger weit vor, je nach der Jahreszeit, im Frühjahr mehr, im Herbst weniger. Die Mantelfläche scheidet nun die Cuticula ab, auf welcher, wie bereits erwähnt, schon Längs- und Querstreifen zu beobachten sind. Wird das zuerst abgesonderte Häutchen zerstört oder das Thier in Trockenheit gebracht, so zieht sich der Mantel wieder vollständig zurück. Mit der Cuticula wird fast gleichzeitig eine dünne biegsame Kalk- und Pigmentschicht abgeschieden, welche durch spätere Kalkabsonderung hart und fest wird und zwar schreitet die Befestigung von hinten nach vorn.

Indem ich das Gehäuse verschiedener Heliciden zum Theil

[1] Eine ähnliche Erscheinung ist wohl die von SIMROTH beschriebene Umwandlung der kleinen länglich polygonalen Runzeln von Arion zu stärkeren über den Rücken verlaufenden Hautkämmen.

zerstörte — bis zu einem ganzen Umgang —, habe ich versucht Anhaltspunkte zu gewinnen, auf welche Theile des Mantels sich die Bildung der Cuticula beschränkt und auf welche Weise sich die Kalkablagerung auf der übrigen Mantelfläche vollzieht. Schon am Abend des ersten Tages war von der Manteloberfläche ein Häutchen abgeschieden worden, welches jedoch noch wenig Kalk enthielt. Zuerst wurde derselbe in Form von kleinen Körnern an den Bruchrändern und an der Unterseite des Mantels, wo wenig starke Gefäße verlaufen, abgeschieden. Am zweiten Tag war schon der ganze Mantel von einer dicht mit Kalk inkrustirten Haut überdeckt, die über der Pulmonalvene am weichsten war. Eine Cuticula wurde nur von dem vordersten Theil des Mantels abgesondert, bei H. hortensis so weit, als die farbigen Bänder zu erkennen waren[1].

Pigment und Kalk kamen gleichzeitig zur Ausscheidung. Schnecken, welche schon den Bau der Schale beendet hatten, sonderten überhaupt keine Cuticularschicht ab, einige gingen sogar nach wenigen Tagen zu Grunde.

Die geflickten Schalentheile unterscheiden sich von der übrigen Schale dadurch, dass sie sehr spröd bleiben und leicht zerbröckeln. Bowerbank in Transact. of the Microscop. Society, London 1844, I, 123, spricht die Ansicht aus, dass Ausheilungen verletzter Schalen nicht durch eine vom Mantel des Thieres über die Wunde ausgebreitete Kalkrinde, sondern durch eine Ergießung gerinnbarer Lymphe bewirkt wird, worin sich zuerst Zellenkerne erzeugen, auf welche bald eine Zellenstruktur folgt. In dieser wird die erdige Grundlage der Schale abgesondert und dadurch die Wunde ausgefüllt oder der Bruch wieder zusammengekittet.

Bei manchen Meeresschnecken finden sich Querrippen ähnliche Bildungen, welche durch den Mantelrand hervorgebracht werden und sich äußerlich von den gewöhnlichen Rippen kaum unterscheiden. Sie sind den echten Rippen bisweilen so ähnlich, dass ich mir die Frage vorgelegt habe, ob nicht beide Bildungen auf einander zurückzuführen seien. Um hierüber zu entscheiden, habe ich auf Schalenschliffen, welche senkrecht zur Spindelachse geführt waren,

---

[1] Diese Thatsache spricht vollkommen gegen die Annahme Clessin's (2), dass das Periostracum nie noch einmal an derselben Stelle abgesetzt werden könne, gleichviel ob die verletzte Schalenstelle in der Nähe der Mündung, oder weiter von ihr entfernt liege. Bei den von mir beobachteten Schnecken zog sich der Mantel ein Stück weit zurück und begann dann in der beschriebenen Weise Schalensubstanz abzusondern.

den Bau der fraglichen Gebilde untersucht und gefunden, dass sie sich beide durch eine sehr starke Verdickung der Prismenschicht auszeichnen, aber dadurch unterscheiden, dass bei den Rippen die drei Schalenschichten eine gleichmäßig verlaufende wellige Erhebung darstellen, während bei den Mundwülsten Cuticular- und Prismenschicht frei auslaufen und wenn eine Vergrößerung der Schale stattfindet, meistens ziemlich weit unter dem alten Schichtenpaar angesetzt werden (Taf. XI, Fig. 10—12). Bei der innersten Schicht, dem Hypostracum, ist keine Unterbrechung nach der Wachsthumspause zu beobachten. Ich schließe hieraus, was auch von Anderen angenommen wird, dass diese Schicht von den hinteren Theilen des Mantels abgesondert wird und innerhalb einer Wachsthumsperiode überhaupt nicht bis zum Mundsaum vorreicht. Erst nach Anfügung eines neuen Schalenstückes wird der letzte Theil des vorhergehenden mit dem Hypostracum ausgekleidet. Die Ansatzstellen müssen auf einander treffen, weil die Lage des Mantels durch das feste Schalenstück der vorhergehenden Wachsthumsperiode bestimmt ist.

Sehr deutlich kommen diese eigenthümlichen Wachsthumsverhältnisse bei Harpa zum Vorschein, überhaupt bei den meisten Schnecken mit bleibenden rippenartigen Wülsten. Bei Murex sind die obersten Schichten des neuen Schalenstückes nicht so tief unter den Enden der Wulstschichten gelegen und bei einem jugendlichen Gehäuse von Stromb. gallus L. treffen die Enden der Cuticularschichten vollkommen auf einander, so dass hier Wülste und Rippen nur dadurch von einander unterschieden sind, dass die auslaufende Prismenschicht des Wulstes viel niederer ist, als die der Rippen. Auf den späteren Windungen werden die Verschiedenheiten der beiden Bildungen deutlicher, obgleich sie auf der Außenseite der Schale vollkommen gleich gebaut zu sein scheinen. Nach diesen Befunden scheint es mir ausgeschlossen, dass durch den Mantelrand echte Rippen erzeugt werden können, es müsste beim Weiterrücken des Mantels jedes Mal eine Wachsthumsstörung eintreten, die auf Dünnschliffen in der erwähnten Weise zum Ausdruck kommen würde. — Dadurch, dass nun im Laufe der Entwicklung auf den Querrippen ähnliche Differenzirungen auftreten, wie sie vorher auf der gesammten Manteloberfläche beobachtet wurden, d. h. erhabene und vertiefte Stellen mit reicher Kalkabscheidung, entstehen auf den Rippen Erhöhungen, welche sich mehr und mehr von der Schale abheben, und meistens mit zunehmender Größe ein Schwinden der Rippen zur Folge haben. Auf diese Weise entstehen z. B. die ge-

knoteten Formen von Strombus, Voluta, oder vieler Arten von Cerithium u. A.

Im Allgemeinen wäre somit jede Erhöhung auf der Schale auf eine örtlich reichlichere Kalkablagerung und auf eine veränderte Gestalt der Manteloberfläche zurückzuführen, die darauf beruht, dass durch Faltung des Epithels stellenweise eine Vergrößerung der kalkabscheidenden Oberfläche hervorgerufen wird. So viel sich aus dem Vergleich der Schalen und Mäntel der wenigen Arten, die ich bis jetzt zu untersuchen Gelegenheit hatte, ergiebt, steht die Dicke der Schalen in direktem Verhältnis zur Höhe der Epithelfalten auf der Mantelfläche.

Auf die verschiedenen Ansichten, welche in Bezug auf die physiologischen Ursachen, die der Umgestaltung der Manteloberfläche und damit der Schale zu Grunde liegen, geäußert worden sind, werde ich später noch einzugehen haben.

2. Entstehung der Schalenzeichnung.

Die Kalkschichten, welche die Gastropodenschale zusammensetzen, sind entweder weiß oder durch Farbstoffe, welche in denselben vertheilt sind, verschieden gefärbt. Die Art der Vertheilung dieser Pigmente bestimmt die Grundfärbung oder Zeichnung der Gehäuse. Die Farbstoffe sind entweder gleichmäßig in den Kalkschichten abgelagert, oder sie liegen nur in einer Schicht und beschränken sich häufig auf bestimmte Stellen einer derselben. Im ersten Fall entsteht eine gleichmäßige diffuse Färbung der ganzen Schale, wie wir es bei den röthlichen Gehäusen der Helix hortensis Müll. beobachten, im zweiten Fall finden wir intensiv gefärbte Bänder oder Punkte und dazwischen liegende farblose Stellen, wie bei der gebänderten Helix hortensis. Diese die Zeichnung der Schale bildenden Pigmente liegen meistens in den äußeren Kalkschichten, bei den dreischichtigen Porzellanschnecken in der äußersten und mittleren Lage, bei Gehäusen, denen die erste Lage fehlt, in der Prismenschicht (Heliciden). Auf manchen Gehäusen hebt sich die Zeichnung von einer deutlichen Grundfärbung ab. Die letztere kommt dadurch zu Stande, dass in den tieferen Lagen der Prismenschicht Farbstoff vertheilt ist, ähnlich wie bei den röthlichen Gehäusen von H. hortensis. Bei manchen Schneckenschalen (Oliven und Conus) beobachtet man eine Färbung der innersten Kalkschicht, der Porzellanschicht, und Johnston berichtet von philippinischen Bulimus-Arten, deren Epidermis gezeichnet ist. Für gewöhnlich hat die Epidermis, welche

die Schale bedeckt, einen gelblichen Ton und häufig sind die Bänder, z. B. bei Helix hortensis, durch dunklere Färbung vorgezeichnet.

Der Farbstoff, der in den Schneckenschalen abgelagert wird, besteht, wie sich an entkalkten Schalenstückchen nachweisen lässt, aus kleinen, runden Körnchen, welche bei durchfallendem Licht und tiefer Einstellung heller oder dunkler braun erscheinen und bei hoher Einstellung farblos werden. Außer diesem braunen Pigment glaube ich auch noch rein schwarzes beobachtet zu haben, z. B. in den Bändern sehr dunkel gefärbter H. hortensis. So viel die oberflächliche histologische Untersuchung bei H. hortensis, pomatia und pisana ergiebt, sind beide Pigmentarten mehr oder weniger häufig — im Frühjahr in größeren, im Herbst in kleineren Mengen — in den Epithel- und Bindegewebszellen des ganzen Gastropodenkörpers anzutreffen (Darm, Leber, Gehirn, Mantel), treten aber besonders dicht im Mantel auf[1].

Das hellere Pigment liegt zerstreut im Bindegewebe des Mantels in den Gefäßwänden und scheint sich an gewissen Stellen des Mantelepithels zu dichteren Haufen zu sammeln, es liegt hier innerhalb der Epithelzellen.

Das dunkle Pigment habe ich bis jetzt ausschließlich in und zwischen den Bindegewebszellen angetroffen. Der vordere Theil des Mantels ist pigmentreicher als der hintere. Bei H. arbustorum L. fand ich im Bindegewebe und Mantelepithel nur eine Pigmentart, die in Bezug auf Färbung zwischen den sonst vertretenen ungefähr die Mitte hält. Farbdrüsen, wie wir sie bei Arion empiricorum beobachten, kommen nicht zur Ausbildung, so dass nur die im Epithel und Bindegewebe enthaltenen Pigmentkörner die Färbung der Schale veranlassen können. Die Schalenzeichnung entspricht daher auch genau der Mantelzeichnung. Aus der Thatsache, dass Punkte der Mantelzeichnung auf der Schale ebenfalls Punkte erzeugen, muss geschlossen werden, dass, wie schon früher erwähnt, die Schale nicht während eines langsamen Fortrückens des Mantels, sondern nach ruckweisen Vorwärtsbewegungen des letzteren abgeschieden wird.

Während also die Skulptur der Gastropodenschalen dadurch zu

---

[1] Wir treffen hier ganz ähnliche Verhältnisse, wie sie Simroth für die Nacktschnecken beschrieben hat. Auch er findet bei den meisten, dass ihre Zeichnung durch zwei Farbstoffe, einen schwarzen und einen gelben, bewirkt wird. Es scheint ihm nicht unwahrscheinlich, dass beide Pigmentarten Spaltungsprodukte eines ursprünglicheren Farbstoffes seien, der sich bei Limax arborum Bouch. in Rothbraungrau darstellen würde.

Stande kommt, dass sich gewisse Stellen des Mantels vor anderen durch vermehrte Kalkabscheidung auszeichnen, entsteht die Zeichnung der Schalen dadurch, dass sich an bestimmten Stellen des Mantels Pigmentansammlungen bilden, die eine vermehrte Absonderung des Farbstoffes zur Folge haben. Solche »Pigmentkoncentrationen« treten sehr häufig ein, wenn eine Vergrößerung der Manteloberfläche — vielleicht durch Dehnung — erfolgt. Darauf lässt sich wohl auch die Erscheinung zurückführen, dass bei Strombus auf der verbreiterten Lippe eine Bildung von Längsbändern aus der gleichmäßig über die Schale vertheilten Zickzackzeichnung hervorgeht.

Wo die Bildungsstätte des Pigmentes zu suchen ist und auf welche Weise sich der Farbstoff im Körper verbreitet, sind Fragen, denen ich noch nicht näher getreten bin. Es scheint mir jedoch nicht ausgeschlossen, dass die Blutbahnen in Beziehung zur Vertheilung des Pigmentes stehen, was auch Simroth für die Nacktschnecken annimmt. Ich fand, dass die Vertheilung des Pigmentes in den Gefäßwänden des Mantels verschieden ist, dass die Cirkularvene und deren feine Verzweigungen im Mantelrand mehr Farbstoff enthalten, als der hintere Theil der Lungenvene und die vom Herzen abführenden Gefäße. Auch beobachtet man, dass bei H. hortensis die Bänder häufig in der Nähe von Gefäßen verlaufen. Ähnliche Beziehungen des Pigmentes zu den Blutbahnen sind z. B. durch Zenneck (26) für Schlangen nachgewiesen worden.

Ursachen der Skulptur und Zeichnung der Gastropodenschalen.

Es bleibt noch die Frage zu erörtern, welches die Ursachen sein können, die jene Differenzirungen des Gastropodenmantels hervorgebracht haben, denen die Schale ihr durch Skulptur oder Zeichnung charakteristisches Aussehen verdankt. Die Einen suchen die Frage durch natürliche Auslese, die Anderen durch unmittelbare Einwirkung äußerer Einflüsse zu lösen; letztere führen die gesetzmäßige Aufeinanderfolge der Skulptur- und Zeichnungsformen auf bestimmte Entwicklungsrichtungen zurück, welche durch den Bau des Organismus bedingt sind und durch die Fähigkeit desselben im Leben erworbene Eigenschaften zu vererben.

In Bezug auf die Skulptur vertritt Würtenberger den rein Darwinistischen Standpunkt, indem er in den Rippen und Stacheln der Cephalopodenschale eine nützliche Bewaffnung erblickt, die sich im Kampfe ums Dasein in einer für das Bestehen der Art vortheilhaften Weise umgestaltet.

Johnston schreibt dem ruhigen oder bewegten Wasser und der Beschaffenheit der nächsten Umgebung des Thieres einen hervorragenden Einfluss auf die Gestaltung der Oberfläche seiner Schale zu und stützt seine Ansicht durch verschiedene Beobachtungen. Er hat gesehen, dass ausgebreitete oder ästige Mundwülste nur an geschützten Stellen des Meeres zur Ausbildung kommen können, dass z. B. Murex magellanicus Gm. des glatten Wassers mit großen, blattartigen Ausbreitungen besetzt ist, während die nämliche Schale in bewegter See nur gitterförmige Rippen trägt.

Hyatt tritt in seiner Erklärung der Umgestaltung der Cephalopodenschale dem Nützlichkeitsprincip aufs entschiedenste entgegen. Er sagt, von einer »Auslese« im Sinne Darwin's sei nicht die Rede, man könne höchstens die Reaktion des Organismus auf äußere Einflüsse, welche uns in der Umgestaltung des Thieres und der Schale vor Augen treten, eine physikalische Auslese nennen. Da jedoch der Begriff Auslese voraussetzt, dass unter verschiedenen Charakteren der eine oder andere bevorzugt werden kann, so sollte dieser Ausdruck überhaupt vermieden werden. »Dem Organismus steht, bei der Entwicklung seiner Eigenschaften, keine Wahl frei, er muss ganz bestimmten Richtungen folgen und diese Richtungen sind durch die Struktur des Organismus und durch die Fähigkeit vorgezeichnet neue, durch die unmittelbaren Einflüsse der Umgebung und durch die Thätigkeit erworbene Eigenschaften zu vererben. Die Einwirkung des Kampfes ums Dasein und das Gesetz vom Überleben des Passendsten ist höchstens, wenn ihm überhaupt ein Einfluss zuerkannt werden soll, ein die Entwicklungsrichtung störender, der aber erst zur Wirkung gelangen kann, nachdem die Eigenschaften entstanden sind. Darwin's Lehre lässt sich somit nur als sekundäres Gesetz anwenden, welches einzelne Erscheinungen, die sich auf Überleben und Fortdauer von Eigenschaften beziehen, erklärt. Auch die Fortdauer vieler wichtiger Eigenschaften wird durch dieselben Ursachen bewirkt, die ihre Entstehung veranlasst haben, und in vielen Fällen kann mit vollster Berechtigung angenommen werden, dass diese Eigenschaften nicht durchaus nützlich sind.« Würtenberger giebt hierfür ein Beispiel, indem er ausführt, dass die sonderbaren Gestalten der ammonitischen Nebenformen dadurch hervorgebracht werden, dass die Thiere wegen der Entwicklung von Stacheln auf dem Rücken gezwungen sind die Krümmungsrichtung der Windungen zu ändern. Er schließt daraus, dass die Stachelbewaffnung von so großer Wichtigkeit für das Thier gewesen sein müsse, dass sie ihre

charakteristische Windungsrichtung verließen, nur um die Stacheln auf dem Rücken unbehindert ausbilden zu können. Da jedoch die erwähnten Nebenformen häufig eine Degeneration der Art anzeigen, so scheint es mir wahrscheinlich, dass, wenn die Stacheln das Evolutwerden wirklich bedingt haben, sie den Thieren nicht von Nutzen, dass sie vielmehr theilweise Ursache ihres Unterganges gewesen sind.

Ohne auf die EIMER'schen Arbeiten Bezug zu nehmen spricht HYATT in diesen Zeilen ganz dieselben Ansichten aus, welche EIMER, wie schon erwähnt, bereits 1881 angedeutet und 1888 seinen Theorien über die Entstehung von Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens zu Grunde gelegt hat.

Gegen die frühere, später von DARWIN selbst aufgegebene Ansicht dieses Forschers, dass jede Eigenschaft, welche an einem Organismus vorkomme, diesem nützlich gewesen oder noch nützlich sei, war EIMER schon 1874 (4a) aufgetreten. Er hob hervor, dass aus inneren Ursachen für das Fortkommen des Organismus gleichgültige und sogar schädliche Eigenschaften entstehen und verstand unter den inneren oder konstitutionellen Ursachen chemische und physikalische Vorgänge, welche durch die stoffliche Zusammensetzung des Körpers bedingt sind. Gleichzeitig wies er nach, dass es sich bei der Entstehung von Abänderungen nicht um ein zufälliges Auftreten von Eigenschaften, sondern um eine nach ganz bestimmten Gesetzen verlaufende Aufeinanderfolge neuer Charaktere handle.

Nach EIMER's Auffassung, wie er sie in der Entstehung der Arten ausgesprochen hat, »sind die physikalischen und chemischen Veränderungen, welche die Organismen während des Lebens durch die Einwirkung der Umgebung, durch Licht oder Lichtmangel, Luft, Wärme, Kälte, Wasser, Feuchtigkeit, Nahrung etc. erfahren, und welche sie vererben, die ersten Mittel zur Gestaltung der Mannigfaltigkeit der Organismenwelt und zur Entstehung der Arten. Aus dem so gebildeten Material macht der Kampf ums Dasein seine Auslese. Jene Veränderungen äußern sich aber einfach als Wachsen. Aber gerade weil die organische Formgestaltung auf physikalisch-chemischen Vorgängen beruht, ist sie eben so wie die Form der unorganischen Krystalle eine bestimmte und wird auch bei der Neubildung nur einzelne bestimmte Richtungen einschlagen können«. In einem weiteren Kapitel desselben Werkes zeigt EIMER, dass auch »Gebrauch und Nichtgebrauch selbst ohne Auslese zur Bildung neuer

bleibender Eigenschaften führen müsse«, indem er von dem physiologisch selbstverständlichen LAMARCK'schen Satz ausgeht, dass die Übung, der Gebrauch, die Organe des Körpers stärkt und verfeinert und damit abändert, während Nichtgebrauch sie verkümmern macht.

Von großer Bedeutung für die Umbildung der Molluskenschale scheint mir ein weiteres Gesetz zu sein, auf welches EIMER in einem Vortrag bei Gelegenheit der Versammlung des Vereins für vaterländische Naturkunde im Februar 1894 zu Tübingen hingewiesen hat. Dasselbe gründet sich auf die Beobachtung, dass wenn sich einzelne Theile des Skelettes der Wirbelthiere in Folge anhaltender Thätigkeit bedeutend vergrößern, dies gewöhnlich auf Kosten benachbarter Theile geschieht, welche dafür zurückgebildet werden. Mit anderen Worten: Überall kommt neben der Wirkung der Thätigkeit der Verbrauch und das Freiwerden von Baumaterial als maßgebende Ursache der Umbildung ins Spiel, überall machen sich die Folgen der Umänderung eines einzelnen Theiles bemerkbar, bis in die fernsten Gebiete des gesammten Körpers. Solche Verknüpfung von stärkerer Ausbildung gewisser Organe mit Rückbildung anderer auf Grund der Vertheilung des dem Organismus mitgegebenen Stoffes beruht auf dem Gesetze der Ausgleichung, der Kompensation oder des Gleichgewichtes, welches schon von ÉT. GEOFFROY SAINT-HILAIRE theoretisch ausgesprochen wurde und das lebhafte Interesse von GOETHE erregt hat.

Auf dieses Gesetz der Ausgleichung muss wohl die Erscheinung zurückgeführt werden, dass bei dem Auftreten von Knoten, sowohl auf der Schale der Cephalopoden als der Gastropoden ein gleichzeitiges Verschwinden der Rippen zu beobachten ist. WÜRTENBERGER hat, wie erwähnt, diese Thatsache durch das Nützlichkeitsprincip zu erklären versucht, indem er annahm, dass bei der Anwesenheit von Stacheln die Rippen überflüssig waren; HYATT ließ diese Erscheinung unerörtert.

Wenn sich schon für das Auftreten der verschiedenen Skulpturarten bei den Molluskenschalen in der Nützlichkeitstheorie keine befriedigende Erklärung finden lässt, so erbringt die Zeichnung der Gehäuse geradezu den Beweis, dass Eigenschaften an einem Individuum auftreten und nach bestimmten Richtungen abändern können, welche in dessen Leben vollkommen indifferent bleiben. Gegen einen Nutzen der Zeichnung der Landschnecken spricht sich schon EIMER in seiner »Entstehung der Arten« sehr entschieden aus (p. 81), er sagt: »Ein

Nutzen der Streifung der Gehäuse dieser Schnecken kann um so weniger eingesehen werden, als nicht nur die Streifung sehr abändert, sondern wohl eben so oft fehlt, als sie vorhanden ist. Man könnte die Streifung als einen Schmuck betrachten wollen, welcher als Vorzug bei der geschlechtlichen Zuchtwahl wirkte, allein solche Annahmen widerlegen die Thatsachen: ich beobachte seit Jahren in meinem Garten, wie sich gestreifte und ungestreifte Thiere der Helix hortensis ohne alle Auswahl verbinden.« Eine solche Mischung gestreifter und ungestreifter Formen habe auch ich im vergangenen Frühjahr öfters Gelegenheit gehabt zu beobachten. Und weiter hebt er hervor (ebenda, p. 72), bei den Meeresschnecken müsse noch der weitere Umstand beachtet werden, dass die meisten Schalen im frischen Zustand von einer mehr oder weniger dicken Epidermis, dem Periostracum, überzogen sind, welche den Ansiedelungspunkt für zahlreiche Algenkolonien bildet und die Zeichnung der Gehäuse oft ganz verdeckt, so dass sie ein eintöniges, unscheinbares Aussehen erhalten. Erst nach Entfernung dieser organischen Schicht kommen die Farben und charakteristischen Zeichnungen zum Vorschein. Aus diesem Grund ist es wohl ausgeschlossen, dass für das Thier irgend ein Nutzen daraus entspringen kann, wenn es sich durch die Färbung seiner Schale der Umgebung anpassen würde; eine derartige Vermuthung könnte sich nur dann bestätigen, wenn die Pigmentirung auch auf die Epidermis selbst ausgedehnt wäre.

Die Art und Intensität der Schalenfärbung scheint bei Meeresschnecken in hohem Grad von der Einwirkung verschiedenartigen Lichtes abhängig zu sein, denn es ergeben sich in der Färbung der Bewohner oberer und unterer Regionen so große Unterschiede, dass keine andere Deutung zulässig ist.

Nach den Beobachtungen Edw. Forbes' im Ägäischen Meer fand sich von der achten bis vierten Zone, also in einer Tiefe von 378 bis 63 m auf den Schalen die rothe Farbe vorherrschend und zwar nimmt ihre Intensität umgekehrt proportional der Tiefe zu. Erst von 36 m an aufwärts waren auch blaue und grüne Farben vertreten. Wenn wir diese Ergebnisse mit denjenigen vergleichen, welche wir über die Vertheilung der Pflanzenfarben im Meere besitzen, so ergiebt sich eine merkwürdige Übereinstimmung. Wir finden auch hier in den größeren Tiefen rothe Pflanzenformen, die Florideen, vorherrschen — sie wurden nach Berthold in der Gegend von Neapel in einer Tiefe von 120—130 m vorwiegend angetroffen —, während sich die chlorophyllgrünen Pflanzen nicht weit von der Oberfläche entfernen.

Die Ursache dieser Vertheilung der Meerespflanzen erklärt sich durch die Untersuchungen ENGELMANN's und HÜFNER's. Der Erstere beobachtete, dass der Ort des Assimilationsmaximums im Spektrum für verschieden gefärbte Pflanzen ein verschiedener ist (Botan. Zeitung 1883, p. 1—11 u. 17—29). HÜFNER erbrachte den Beweis, dass die rothen und gelben Strahlen des in das Wasser einfallenden Lichtes viel früher an Intensität verlieren, als die cyanblauen und ultravioletten, dass also der weniger brechbare Theil des Spektrums überhaupt nicht in größere Tiefen vordringt (10b). Somit ist es selbstverständlich, dass chlorophyllhaltige Pflanzen, welche ihr Assimilationsmaximum in Roth haben, an solchen Stellen nicht leben können, während die Florideen, deren rothe Zellen in der stärker gebrochenen Hälfte des sichtbaren Spektrums $2^1/_2$ mal so reichlich assimiliren, als in der weniger brechbaren, hier eben geeignete Existenzbedingungen finden.

Schwieriger ist es, das Zustandekommen der mit den Pflanzenfarben übereinstimmenden Färbungen der Thiere in den verschiedenen Meerestiefen zu erklären. Vielleicht lässt sich diese Erscheinung auf Farbenanpassung zurückführen, nicht im Sinne der Nützlichkeitstheorie, sondern als einfach nothwendige Folge der Wirkung physikalisch-chemischer Gesetze. Nach den Untersuchungen WIENER's (28) ist es sehr wahrscheinlich, dass die Farbstoffe der Thiere in gewissem Maß die Eigenschaften solcher farbenempfänglicher Stoffe besitzen, wie sie für die farbenphotographischen Platten in Verwendung kommen. Die in den Platten vorhandenen Stoffe haben nämlich die Fähigkeit farbige Verbindungen zu liefern, welche mit der jeweiligen Beleuchtungsfarbe übereinstimmen. Die Erklärung für dieses Verhalten wurde darin gefunden, dass von allen entstehungsfähigen Farbstoffen nur der mit der Beleuchtungsfarbe übereinstimmende bestehen bleiben kann, weil er dieselbe am besten zurückwirft, während die anderen Farbstoffe, welche die Beleuchtungsstrahlen absorbiren, zersetzt und verändert werden. Bei Thieren sind es hauptsächlich die Farben der Umgebung, welche das Abändern der Körperfarben beeinflussen, wie aus den Experimenten, welche von verschiedenen Forschern mit Raupen angestellt worden sind, zu ersehen ist. Im vorliegenden Fall würde es sich um eine Anpassung der Körperfarbstoffe der Thiere an die verschiedenfarbigen Meeresalgen handeln, eine Annahme, welche um so wahrscheinlicher erscheint, als FORBES, gestützt auf seine Beobachtungen, die Ansicht ausspricht, dass auch die Futterplätze der Thiere einen Einfluss auf deren Färbung auszuüben

scheinen, so dass das Roth und Grün in manchen Fällen der Menge von Nulliporen und der Caulerpa prolifera zuzuschreiben sei, einer sehr lebhaft erbsengrünen Tangart, deren Laub den gleichfarbigen Weichthieren zum Lieblingsaufenthalt dient.

Es bleibt dadurch nicht ausgeschlossen, dass noch andere Einflüsse, wie z. B. die Temperatur, Bedeutung für die Färbung der Meeresthiere besitzen. Aus Versuchen, welche SIMROTH mit Nacktschnecken angestellt hat, geht wenigstens hervor, dass hohe Temperatur die Entwicklung von rothem Pigment in der Haut der Nacktschnecken begünstigt, während niedere Wärmegrade vorzüglich den schwarzen Farbstoff zur Ausbildung bringen. Wenn jedoch auch noch nicht in jedem einzelnen Fall festgestellt werden kann, in wie weit andere Einflüsse die chemische Wirkung des Lichtes bei Erzeugung von Körperfarben beeinflusst haben, so lassen sich jedenfalls zahlreiche Erscheinungen in der Biologie durch die WIENER'sche Theorie erklären, welche bis jetzt als Ergebnisse der natürlichen Auslese betrachtet worden sind und als solche eine Stütze für die Theorie von der Herrschaft des Nutzens gebildet haben.

Je mehr sich aber die Biologen das physikalische Ergebnis der WIENER'schen Arbeit nutzbar machen werden, desto mehr müssen die EIMER'schen Theorien von der organischen Formgestaltung der Lebewelt Eingang finden.

Aus den vorhergehenden Ausführungen geht aber auch hervor, dass weder für die wechselnde Vertheilung des Farbstoffes für die Schalenzeichnung, noch für die Schalenskulptur die Lehre von der Naturzüchtung im Stande ist, eine befriedigende Erklärung zu liefern. Es können nur konstitutionelle Ursachen in Verbindung mit äußeren Einflüssen diese Mannigfaltigkeit hervorgebracht und solch bestimmt gerichtete Entwicklungsreihen erzielt haben. Sehr wahrscheinlich bestehen auch Beziehungen zwischen Schalenzeichnung und -skulptur, so dass eine vermehrte Kalkausscheidung des Mantels die Pigmentbildung an dieser Stelle vermindert. Es würden dann dieselben Ursachen, welche die Skulpturentwicklung beeinflussen, wenn auch nur indirekt zur Umbildung der Schalenzeichnung beitragen.

Es ist von großer Bedeutung, dass sich für die Abänderung der Zeichnung auf Schneckengehäusen dieselben Gesetze ergeben, welche EIMER für andere Thiergruppen abgeleitet hat und dass die WÜRTENBERGER'schen Ergebnisse, so weit sie die Skulpturentwicklung auf Cephalopodenschalen betreffen, auch auf die Schalen der Gastro-

poden übertragen werden können. Eine solche Übereinstimmung im Entwicklungsgang der Eigenschaften verschiedener Thiergruppen kann nur dann stattfinden, wenn denselben allgemeinere Gesetze zu Grunde liegen, deren Wirkung richtig erkannt ist.

Es bleibt mir endlich noch die Pflicht, allen Denjenigen meinen aufrichtigen Dank auszusprechen, welche durch ihre Unterstützung diese Arbeit gefördert haben. Vor Allen meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. Th. Eimer, der mir die Anregung zu dieser Arbeit gegeben, deren Fortschritte mit dem regsten Interesse verfolgt und mir in jeder Weise das größte Entgegenkommen erzeigt hat. Auch seine eigenen Vorarbeiten auf diesem Gebiet wurden mir von ihm zur Verfügung gestellt. Besonderen Dank schulde ich ferner Herrn Dr. K. Fickert und den Herren Privatdocenten Dr. Hesse und Dr. Pompeckj für die freundliche Unterstützung, welche mir dieselben in allen technischen und sachlichen Fragen gewährt haben. Eine wesentliche Förderung erfuhr meine Arbeit durch die Güte des Herrn Hofrath Ritter von Hauer, Intendant des k. k. naturhistorischen Hofmuseums in Wien, welcher mir eine Anzahl tertiärer Gastropodenschalen mit wohlerhaltener Zeichnung zur Verfügung stellte. Eben so wurde ich von den verschiedensten Seiten in liebenswürdigster Weise durch Zusendung von werthvollem Material unterstützt. Namentlich durch die Herren Prof. Dr. Lampert, Direktor des kgl. Naturalienkabinetts zu Stuttgart, Dr. Hilger, Kustos am Großherzogl. Naturalienkabinett zu Karlsruhe, Privatdocent Dr. Vosseler in Stuttgart, Bicknell in Bordighera, Clessin in Ochsenfurt und Geier in Neckarthailfingen. Für die Herstellung der Zeichnungen bin ich meinem Vetter Herrn Ed. Fürst besonders verpflichtet.

Tübingen, im December 1895.

Verzeichnis der angeführten Werke.

1. de Blainville, Manuel de malacologie et de conchyliologie. Paris 1825.
2. Clessin, Über die Missbildung der Mollusken und ihrer Gehäuse. 22. Jahresbericht des naturhistor. Vereins in Augsburg. 1873.
3. Deshayes, Descriptions des coquilles fossiles des environs de Paris. II. 1837.

4a. EIMER, Zoologische Studien auf Capri. II. Lacerta muralis coerulea, ein Beitrag zur DARWIN'schen Lehre. Leipzig, Engelmann, 1874.

4b. Derselbe, Untersuchungen über das Variiren der Mauereidechse, ein Beitrag zur Theorie von der Entwicklung aus konstitutionellen Ursachen. Archiv f. Naturgeschichte (u. selbständig). Berlin, Nicolai, 1881.

4c. Derselbe, Die Zeichnung der Vögel und Säugethiere. Vortrag, gehalten auf der Versammlung des Vereins für vaterländ. Naturkunde in Württemberg zu Nagold 1882. in: Württemb. naturwissensch. Jahreshefte. 1883.

4d. Derselbe, Über die Zeichnung der Thiere. im: Zool. Anzeiger 1882, 1883, 1884 und in der Zeitschrift »Humboldt« 1885—1888.

4e. Derselbe, Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens. I. Theil. Jena 1888.

4f. Derselbe, die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen. I. u. II. Theil. Jena 1889 u. 1895.

4g. Derselbe, Über das Gesetz der Ausgleichung (Kompensation) und GOETHE als vergleichender Anatom. Vortrag, gehalten auf der Versammlung des Schwarzwälder Zweigvereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg zu Tübingen 1894. Württemb. naturwissensch. Jahreshefte 1895.

4h. Derselbe, Mittheilungen über die Zeichnung der Säugethiere, Schmetterlinge und Mollusken. Tageblatt der 28. Versammlung deutscher Naturforscher u. Ärzte in Straßburg i/E. 1885. p. 408.

5. EDW. FORBES, Über die Färbung der Molluskenschale in den verschiedenen Regionen des Meeres. Report. Brit. Assoc. 1843.

6. GEGENBAUR, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Landgastropoden. Diese Zeitschr. Bd. III. 1851.

7. HILGENDORF, Über Planorbis multiformis im Steinheimer Süßwasserkalk. Monatsberichte der Berliner Akademie 1866.

8. HÖRNES, Die fossilen Mollusken des Wiener Tertiärbeckens. Bd. I. Abh. der k. k. geolog. Reichsanstalt. Bd. III. Wien 1856.

9a. A. HYATT, Genesis of the Arietidae. Smithsonian Contributions to knowledge 1889.

9b. Derselbe, Phylogeny of an acquired characteristic. Proceedings of the American philosophical Society. Vol. XXXII. No. 143. 1895.

10a. HÜFNER, Über die Farbe des Wassers. Eine physikalische Untersuchung zur Biologie. Archiv für Anatomie u. Physiologie 1891.

10b. HÜFNER u. ALBRECHT, Über die Durchlässigkeit des Wassers für Licht von verschiedener Wellenlänge. Annalen für Physik u. Chemie. Neue Folge. Bd. XLII. 1891.

11. JOHNSTON-BRONN, Einleitung in die Conchyliologie. Stuttgart 1853.

12a. E. KITTL, Die Gastropoden der Schichten von St. Cassian der südalpinen Trias. Annalen des k. k. naturhistorischen Hofmuseums in Wien 1891, 1892, 1894.

12b. Derselbe, Die triadischen Gastropoden der Marmolata. Jahrbuch der k. k. geolog. Reichsanstalt in Wien. 1894.

13. KOKEN, Entwicklung der Gastropoden vom Cambrium bis zur Trias. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Beilageband VI. 1889.

14 a. LEYDIG, Über Paludina vivipara. Ein Beitrag zur näheren Kenntnis dieses Thieres in embryologischer, anatomischer und histologischer Beziehung. Diese Zeitschr. Bd. II. 1850.

14 b. Derselbe, Die Hautdecke und Schale der Gastropoden. Archiv für Naturgeschichte. 42. Jahrgang. Bd. I. 1876.

15. v. MARTENS, Die Weich- und Schalthiere. Leipzig, G. Freytag, 1883.

16. MARTINI-CHEMNITZ, Systematisches Conchylienkabinett. Bd. II, X, IV, V 2. Heft.

17. NEUMAYR, Die Stämme des Thierreichs. Wien u. Prag 1889.

18. D'ORBIGNY, Palaeontologie française. Terrains jurassiques. Tom II. 1850.

19. PAETEL, Katalog der Conchyliensammlung. Berlin 1888.

20. QUENSTEDT, Petrefaktenkunde Deutschlands. Bd. VII. Gastropoden. 1881 bis 1884.

21. REEVE, Conchologia Iconica. Monograph of the Genus Conus. London 1843.

22. SANDBERGER, Conchylien des Mainzer Tertiärbeckens. Wiesbaden 1860 bis 1863.

23. SIMROTH, Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten. Diese Zeitschr. Bd. XLII.

24. STEINMANN u. DÖDERLEIN, Elemente der Paläontologie. Leipzig 1890.

25. WÜRTENBERGER, Studien über die Stammesgeschichte der Ammoniten. Ein geologischer Beweis für die DARWIN'sche Theorie. Leipzig 1880.

26. ZENNECK, Die Anlage der Zeichnung und deren physiologische Ursachen bei Ringelnatterembryonen. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. 1894.

27. ZITTEL, Handbuch der Paläontologie. I. Abth. Paläozoologie. Bd. II. München 1881—1885.

Nachtrag.

28. O. WIENER, Farbenphotographie durch Körperfarben und mechanische Farbenanpassung in der Natur. Annalen f. Physik u. Chemie. Neue Folge. Bd. LV. 1895.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XI.

Schematische Darstellung der Entwicklung der Zeichnung auf Gehäuseschnecken des Meeres.

Fig. 1. Conus quercinus Brug. Ursprüngliche feine Längsstreifung.

Fig. 1 *a*. Voluta vexillum Cham. Die feinen Längslinien vereinigen sich zu breiten Streifen.

Fig. 1 *b*. C. figulinus L. var. Einzelne Streifen fallen aus, während die zurückgebliebenen dunkler werden.

Fig. 1 *c*. Voluta vexillum Chem. Dadurch, dass ganze Streifenkomplexe ausfallen, bilden sich gestreifte und nicht gestreifte Zonen.

Fig. 1 *d*. V. musica L. Die Punkte oder Fleckenbinden kommen nur zonenweise zu Stande.

Fig. 2. C. stercus muscarum L. Die ursprünglichen Längsstreifen lösen sich in Punkte auf.

Fig. 2*a*. C. spurius Gm. Die breiteren Streifen lösen sich in Fleckenbinden auf.

Fig. 2*b*. C. arenatus Brug. Die Punkte ordnen sich in dreieckigen Komplexen an.

Fig. 2*b*'. C. nocturnus Brug. Diese aus Punkten bestehenden Komplexe verschmelzen zu dunkeln dreieckigen Flecken.

Fig. 3. C. stercus muscarum L. var. Die Punkte verbinden sich zu feinen Querstreifen.

Fig. 3*a*. Strombus gibberulus L. Die feinen Querstreifen verschmelzen zu breiteren Streifen und verlaufen in scharfen Zackenlinien.

Fig. 3*b*. C. generalis L. var. Die aus Längsstreifen bestehenden Zonen von Fig. 1*d* lösen sich ebenfalls in Punktreihen auf und bilden mit den in den übrigen Zonen gebildeten Zickzacklinien über die ganze Schale verlaufende Streifen.

Fig. 3*b*'. Conus generalis L. var. Die querverlaufenden Zickzackstreifen schwinden, während sich die Längsbinden dunkel färben.

Fig. 4. C. mercator L. Die Zickzacklinien verbinden sich zu Dreiecks- oder Viereckszeichnung.

Fig. 4*a*. C. clavus L. Dadurch, dass Komplexe kleinerer Zacken ausfallen, während die Begrenzungslinien eines solchen Komplexes mehr hervortreten, entstehen größere Dreiecke.

Fig. 5. C. geographus L. Dadurch, dass stets die eine Hälfte mehrerer in einer Reihe liegender Viereckchen ausfällt, entsteht sekundäre Längszeichnung.

Fig. 6. Schale von Trochus turbinatus Born.

Fig. 7. Mantel von Trochus turbinatus mit stärkeren Längs- und schwächeren Querrippen, die letzteren entsprechen den Anwachsstreifen auf der Schale.

Fig. 8. Längs- und Querlinien auf der Schale von Helix pomatia (Schema).

Fig. 9. Querleisten (= Anwachsstreifen) auf dem Mantel von Helix arbustorum.

Fig. 10. Querschliff durch den Mundwulst von Murex. *a*, Cuticula-, *b*, Prismen-, *c*, Porzellanschicht. *a* und *b* laufen frei aus. Die Cuticularschicht des neu angebauten Schalenstückes setzt unter der Prismenschicht *b* des Mundwulstes ein. Die Porzellanschicht *c* ist fortlaufend von annähernd gleicher Dicke.

Fig. 11. Mundwulst von Harpa. *a* und *b* sind am Mund umgeschlagen. Die Cuticular- und Prismenschicht des neuen Schalenstückes setzt wie bei Murex unter der alten Prismenschicht ein.

Fig. 12. Rippe von Murex.

Die postembryonale Entwicklung der Ausführungsgänge und der Nebendrüsen beim männlichen Geschlechtsapparat von Bombyx mori.

Von

E. Verson und **E. Bisson.**

(Padua.)

Mit Tafel XII und XIII.

Die Ausführungsgänge und die Anhangsorgane des Geschlechtsapparates der Insekten sind erst in neuester Zeit ein Gegenstand besonderer Untersuchung geworden, und man muss zugeben, dass auch unter den wenigen Beobachtern, die sich diesem Gegenstande gewidmet haben, keine erfreuliche Übereinstimmung herrscht. Schon im Jahre 1815 hatte HEROLD an der Raupe von Pieris brassicae Keime unentwickelter Fortpflanzungsorgane mit vollkommen deutlich sichtbarem Unterschiede beider Geschlechter entdeckt und als solche, außer den eigentlichen Sexualdrüsen, zwei feine Fäden als die Anlage der Ausführungsgänge, und ein Körperchen, bezw. eine unter dem Mastdarme liegende Masse beschrieben, welche mit diesen Fäden sich verbinden und bestimmten Organen zum Ursprunge dienen sollte: beim männlichen Geschlechte dem gemeinschaftlichen Samengange und den Samenbläschen; beim weiblichen, den Absonderungsdrüsen sowie dem Samenbehälter. Seitdem ist die Entwicklung des accessorischen Geschlechtsapparates lange Zeit hindurch nicht beachtet worden. Und wenn man von einzelnen kurzen Andeutungen absieht, die sich in verschiedene Arbeiten verstreut finden und mehr Vermuthungen als direkten Beobachtungen zu entstammen scheinen, muss man bis auf NUSBAUM[1] und

[1] Zur Entwicklungsgeschichte der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insekten. Zool. Anz. 1882.

PALMÉN[1] kommen, um genaueren Angaben über dieses Thema zu begegnen.

NUSBAUM, welcher vorzüglich Pediculinen, aber daneben auch Blatta orientalis studirte, kam zur Schlussfolgerung, dass die hinteren Stränge der Sexualdrüsenkeime nur den Vasa deferentia und den Oviducten Ursprung geben; dass alle anderen Theile des Ausführungsapparates sich aus dem Hautepithel entwickeln; dass die Ausführungsgänge als paarige Keime entstehen; und dass endlich die Höhlungen der Oviducte, des Uterus und der Vagina, sowie jene der Vasa deferentia, der Anhangsorgane und des Ductus ejaculatorius ganz unabhängig von einander entstehen, und nur sekundär in Verbindung treten.

PALMÉN fand in der Gruppe der Ephemeriden bis zum Endabschnitte von einander unabhängige, also paarige Ausführungsgänge, welche beim Männchen zwei z. Th. verwachsene Penes durchbohren, beim Weibchen nur durch eine Hauteinstülpung sich verbinden. Er unterscheidet daher am Geschlechtsapparat ebenfalls zwei heterogene Komponenten, die sich einestheils aus der wirklichen Genitalanlage entfalten, anderntheils nur Hauttheile darstellen, und gelangt durch vergleichend-anatomische Zusammenstellungen zur Schlussfolgerung, dass die für die Insekten allgemein angenommene Unpaarigkeit des Endabschnittes der Geschlechtsorgane in der That sekundär entstanden ist, und sich aus einem primär paarigen Anfang phylogenetisch entfaltet haben muss.

In seiner bekannten Arbeit über die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phyllodromia germanica[2] führt HEYMONS aus, wie bei diesem Insekte Genitalzellen und Epithelzellen in den Geschlechtsdrüsen von vorn herein unabhängig neben einander vorhanden sind, indem erstere sehr frühzeitig an verschiedenen Punkten des Keimstreifens auftreten und erst später in die dorsalen Wände der einzelnen Ursegmente einwandern, von welchen einzelne Elemente sich zu den Epithelzellen der Genitalanlage umwandeln. Über die Entwicklung der Ausführungsgänge, besonders in postembryonaler Periode, und deren Verbindung mit dem ektodermalen Endabschnitt des ganzen Geschlechtsapparates erklärt jedoch HEYMONS, keine ausreichenden Untersuchungen angestellt zu haben.

---

[1] Über paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten. Leipzig 1884.

[2] Diese Zeitschr. Bd. LIII. 1891.

Dagegen verdienen von unserem Standpunkte aus ganz besondere Berücksichtigung die neuesten Untersuchungen WHEELER's über die Entwicklung der reproduktiven Organe bei den Insekten [1], wenn auch dieselben nicht über die embryonalen Phasen hinausgehen.

Nach WHEELER entstehen bei Xiphidium die Geschlechtszellen direkt aus Zellen der Cölomsäckchen vom 1. bis zum 6. Abdominalsegment — und hierin liegt eine wesentliche Abweichung von den Angaben HEYMONS' über Blatta. Ferner beschreibt aber WHEELER in ganz neuer Weise auch die Entstehung der Geschlechtsausführungsgänge. Und wollen wir an dieser Stelle hervorheben, dass beim Männchen — mit den Verhältnissen des weiblichen Geschlechtstypus werden wir uns in einer nächsten Arbeit beschäftigen — das Vas deferens aus einer strangartigen Verdickung der splanchnischen Mesodermschicht des sechsten bis zehnten Abdominalsegmentes entsteht. Das Cölomsäckchen des zehnten Abdominalsegmentes sendet jederseits in den resp. Abdominalanhang ein kleines Divertikel, welches am blinden Ende zu einer Terminalampulle anschwillt. Bei der nachfolgenden Involution des Abdominalanhanges werden die zwei Terminalampullen ins Innere und gleichzeitig nach vorn zurückgezogen, so dass sie schließlich in der ventralen Medianlinie des neunten Abdominalsegmentes an einander stoßen. Die zwei Terminalampullen verwandeln sich zu Samenbläschen, welche demnach mesodermalen Ursprungs sind; hingegen tritt der Ductus ejaculatorius als eine unpaare Einstülpung der Hypodermis in der Medianlinie auf, zwischen neuntem und zehntem Segment.

Die folgende Darstellung, Präparaten von Bombyx mori entnommen, der ein besonders günstiges Material zur Untersuchung darbietet, dürfte geeignet sein, die so widersprechenden Ansichten der Autoren zu klären, und jeden Zweifel in der Beurtheilung der genetischen Beziehungen zwischen den einzelnen Anhangsorganen des Sexualapparates zu beseitigen.

In der eben ausgeschlüpften Larve ist die Anlage des accessorischen Sexualapparates noch so wenig ausgebildet, dass eine Er-

[1] A contribution to Insect Embryology. Journal of Morphologie. VIII. Boston, U. S. A. — Zur Zeit, als unsere Arbeit in italienischer Ausgabe veröffentlicht wurde (Sviluppo postembrionale degli organi sessuali accessori nel maschio del B. mori. Pubbl. Anat. della Stazione Bacologica Sperimentale di Padova. VIII), war uns die Abhandlung WHEELER's noch nicht bekannt. Wir holen hier das Versäumte nach, indem wir Herrn Prof. EHLERS besonderen Dank aussprechen, der uns auf dieselbe hingewiesen hat.

kennung desselben wohl nur mit Hilfe von kontinuirlichen Schnittserien möglich ist. Uns wenigstens ist zu dieser Zeit eine befriedigende Isolirung der relativen Gebilde nicht gelungen; aber schon nach zwei bis drei Tagen wird die Untersuchung verhältnismäßig leicht. Öffnet man dann das Räupchen vorsichtig in der Dorsallinie, durchschneidet das Verdauungsrohr quer an der Verbindungsstelle zwischen Mittel- und Hinterdarm, und schlägt letzteren an seiner Analinsertion nach hinten zurück, so bleibt das sog. HEROLD'sche Organ an der ventralen Hypodermis haften, und kann schon bei einer Vergrößerung von etwa 100 Dchm. aufgefunden werden. Genau in der ventralen Medianlinie senkt sich aus der letzten Intersegmentalfalte eine kleine Hypodermiseinstülpung nach innen, welche sich am blinden Ende beutelartig erweitert. Wie aus Fig. 1 hervorgeht (*A* stellt eine etwa 500 fache Vergrößerung dar, während in *B* die äußeren Umrisse des Gebildes nur etwa 100 fach vergrößert wurden, um die wechselseitigen Volumsverhältnisse zu den nächstfolgenden eben so vergrößerten Fig. 2—7 anschaulicher zu machen) — sind die Wände des eingestülpten Beutels aus einer einzigen Schicht cylinderförmiger Zellen zusammengesetzt, und begrenzen eine annähernd ovale Lichtung, die vermittels einer winzigen Öffnung nach außen mündet. Durch den geringen Durchmesser der Öffnung selbst wird es erklärlich, dass die chitinisirte Cuticula der eingestülpten Hypodermis nicht folgt, sondern ganz flach über die Mündung hinwegsetzt, ohne sich irgendwie in dieselbe einzusenken, was übrigens um so schwerer stattfinden könnte, als die Hauttasche von vorn nach hinten stark abgeplattet erscheint und ihre parallelen Wände sich fast bis zur Berührung nahe kommen [1].

In situ betrachtet stellt sich das HEROLD'sche Organ jedoch nichts weniger als oval dar. Es ähnelt vielmehr in Gestalt einem kleinen Uterus, in welchem rechts und links, am Grunde der ektodermalen Invagination, eine ansehnliche Verbreiterung dadurch zu Stande kommt, dass sich ein Strang (*v.d*) mit kolbenartig verdicktem Ende (*i.t* Fig. 1) ansetzt, welcher in entgegengesetzter Richtung bis zum gleichnamigen Hoden verfolgt werden kann.

Das uterusförmige Körperchen ist nun nach vorn so übergebeugt,

---

[1] Statt einer einfachen Hauteinstülpung nimmt NUSBAUM an, dass »auf der Bauchseite . . . . . zwei paarige Hautepithelverdickungen entstehen, die sich einander nähern, um sich dann zu einem hufeisenförmigen unpaaren Körper zu vereinigen. Bevor aber noch die Vereinigung zu Stande kommt, lösen sich diese Keime von der Haut ab, und verwachsen mit den Enden der noch soliden Vasa deferentia«.

dass es in seiner ganzen Ausdehnung dem ventralen Integumente fast unmittelbar aufliegt: sein blindes Ende sieht gegen den Kopf, der aufsitzende kurze Stiel — wenn von einem solchen überhaupt die Rede sein kann — gegen das Schwanzende.

Was dagegen die zwei Hodenstränge anbelangt, welche sich an der Hautinvagination des Herold'schen Organs seitlich befestigen (*vd*, *gv* Fig. 1), so wollen wir zunächst ihren Bau etwas näher in Augenschein nehmen.

Dass die hinteren Hodenstränge, wenn nicht mehr, doch jedenfalls die Anlage der Vasa deferentia vorstellen, in welche sie sich seiner Zeit allmählich umwandeln, wird wohl von Niemandem bezweifelt. Dieselben gehen bei B. mori vom inneren Rande des jederseitigen Hodens aus, verlaufen nach hinten, außen und abwärts den Darm gewissermaßen schief umfassend, bis sie in der Höhe der trachealen Längsstämme das sechste Abdominalsegment erreichen; durchsetzen dann zwei weitere Segmente in fast horizontaler Richtung; und biegen schließlich um einen dorsalen Ast des letzten Stigma fast unter rechtem Winkel gegen die ventrale Medianlinie zu, wo sie an den Seiten der Herold'schen Hauttasche enden.

Im jungen Räupchen sind die hinteren Hodenstränge solid, im Querschnitt etwas elliptisch verzogen; und bestehen aus einer gleichförmigen, plasmatischen Masse, in welche zahllose längliche Kerne parallel zur Längsachse eingestreut liegen. Das Charakteristische besteht aber darin, dass der einzelne Strang an seinen beiden Enden, gegen den Hoden einerseits und andererseits gegen die Herold'sche Dermaltasche, nicht etwa strahlig oder zerfasert ausläuft, sondern mit einer kolbigen Verdickung abschließt, in deren Centrum vor der Hand ein Lumen gar nicht, oder kaum angedeutet zu erkennen ist. Jedenfalls lagern aber daselbst die Kerne in radiärer Richtung zu einem gemeinsamen Mittelpunkte, sind auch viel größer als im Verlaufe des eigentlichen Stranges und erscheinen später von einem begrenzten Plasmaterritorium umgeben, sobald im Centrum der kolbigen Verdickung ein Hohlraum deutlich hervorzutreten beginnt, der spitz ausgezogen gegen den Strang aufhört (Fig. 1 rechts).

Der vordere Endkolben des Hodenstranges, d. h. die Verdickung desselben, welche gewissermaßen in die konkave Seite (Hilus) der Geschlechtsdrüse sich einbohrt, ist schon Gegenstand einer besonderen Besprechung gewesen[1]. Bei jener Gelegenheit wurde nachgewiesen,

---

[1] E. Verson, La spermatogenesi nel B. mori. Pubbl. anat. d. Staz. Bacolog. III. Padova 1889.

dass im Laufe der Larvenperiode derselbe sich blasenartig aufbläht und allmählich in den Hodenkelch umwandelt. Der Hodenkelch selbst bleibt jedoch durch lange Zeit von der eigentlichen Geschlechtsdrüse ganz abgeschlossen, und nur am Ende des Nymphallebens wird durch Involution seines blinden Grundes das Hindernis gehoben, welches einen Ausfluss des Hodeninhaltes bis dahin ganz unmöglich gemacht hatte.

Ein ähnlicher blasenartiger Hohlraum bildet sich nun eben so im hinteren Endkolben aus, an der Seite der HEROLD'schen Dermaltasche; oder vielmehr: es erweitert sich nun bis zur Wahrnehmbarkeit eine von Anfang an bestehende sehr enge Spalte, die sich im frühesten postembryonalen Stadium unseren Augen entzog. Denn es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass unser hinterer Endkolben mit der terminalen Ampulle WHEELER's identisch ist, und somit nichts Weiteres darstellt als einen persistirenden Rest des Cölomsäckchens aus dem zehnten Abdominalsegment des Embryo, welches sich nur vorübergehend verengt hat, um gleich darauf sich wieder zu erweitern und allmählich seiner völligen Entfaltung entgegenzugehen. Ist aber diese Annahme richtig, dann liegt es nahe auch dem vorderen Endkolben des Hodenstranges, der sich ganz analog verhält, eine ähnliche Abstammung zu vindiciren; und bleibt es nur Aufgabe späterer Forschungen zu bestimmen, welches Cölomsäckchen an der Bildung desselben sich betheiligt.

Wie dem auch sein mag, die hinteren Endkolben der Hodenstränge sind schon bei Raupen, welche die zweite Häutung eben durchmachen, zu einer weiten sphärischen Blase angeschwollen, deren Wände aus regelmäßigen einschichtigen Epithelzellen bestehen: der Übergang zwischen diesen typischen Zellen und dem gekernten Plasma des Hodenstranges ist zwar graduell, aber außerordentlich rasch und daher auf eine sehr kurze Strecke bemessen. Anderentheils strebt die Entfaltung der Endkolben vorwiegend der Medianlinie zu, und übt einen Druck in dieser Richtung aus, dem sich die Wände der HEROLD'schen Tasche selbst nicht ganz entziehen können. Schon in der ersten Larvenperiode tragen dieselben in der That eine umschriebene Verdünnung davon, welche in Fig. 1, besonders rechts, ganz deutlich zu erkennen ist. Später werden sie von den nachdrängenden Endkolben des Hodenstranges geradezu vor sich hergeschoben bis der früher weite Grund der Hauttasche im optischen Querschnitt zu einer Spalte reducirt erscheint (siehe Fig. 2). Aber zu derselben Zeit beginnt in den einzelnen Elementen der verschobenen Stellen eine außerordentliche Lebensthätigkeit sich zu

äußern. Dieselben werden länger, und indem sie sich reichlich theilen, auch schmäler und dichter: es entsteht so ein Paar ektodermaler Keime (*pp* in Fig. 2) von etwa elliptischer Gestalt, welche in ihrer centralen Portion viel lebhafter wuchern als an der Peripherie, und daher allmählich aus den Wänden der Hauttasche als konische Zapfen hervortreten (*p* in Fig. 3). Wäre es nun auch zulässig, die erste Veranlassung zur gesteigerten Thätigkeit der nachträglich als Keimzellen sich heranbildenden Elemente im mechanischen Reize zu suchen, den die Endkolben der Hodenstränge an der Berührungsstelle durch Druck ausüben, — so scheint bei der weiteren Vergrößerung der circumscripten Keimflächen und bei der ungleichmäßigen Theilung der einzelnen Zellen, welche in den centralen Partien eben viel ausgiebiger proliferiren als in den peripherischen, auch ein besonderes von außen neu hinzutretendes Gewebe nicht ohne Einfluss zu sein.

Die hinteren Hodenstränge, welche an der HEROLD'schen Hauttasche sich ansetzen, bestehen anfänglich aus einer gleichförmigen plasmatischen Masse, in welcher zahllose längliche Kerne eingestreut liegen; und wenn dieselbe oberflächlich auch etwas verdichtet sein mag — man begegnet stellenweise sogar einzelnen Fäden aus dem intervisceralen Muskelnetze, welche sich daran befestigen — so ist die Konsolidirung der äußersten Schicht doch keine derartige, dass die Isolirung einer wirklichen Grenzmembran gelingen dürfte. Schon nach wenigen Tagen jedoch, und zwar in Räupchen, welche die erste Häutung kaum überstanden haben, ist eine deutliche Abspaltung an der konvexen Fläche der Endkolben nachzuweisen. Nach gehärteten Präparaten zu urtheilen, scheint sich daselbst geradezu eine Art Delamination zu vollziehen, wodurch die unmittelbare Berührung der Endkolben mit den Ektodermalzellen aufgehoben wird. Das so eingeschobene Zwischengewebe wächst aber nun außerordentlich rasch. Und in demselben Maße als das schon erwähnte Paar ektodermaler Keime aus den Wänden der HEROLD'schen Tasche sich zu entfalten und zapfenartig hervorzutreten beginnt, erscheint auch die ganze innere Höhlung der Auswüchse damit ausgefüllt (Fig. 3 und 4). Eine nähere Untersuchung ergiebt, dass die plasmatische Grundsubstanz desselben, nebst zahllosen eingebetteten Kernen, alsbald viele Tracheenäste aufweist, welche sie in der Richtung des größten Wachsthums durchsetzen und dabei mit Riesenzellen sich belegen, in deren Inneren ein enggewundener Kanal neuer Tracheenkapillaren sich Eine ähnliche ausbildet. Proliferation

von Tracheenzellen, welche zuerst gewaltig anschwellen und schließlich ein Knäuel von Luftröhren produciren, welche, von der beengenden Membran der Mutterzelle befreit, sich strecken und weiter verzweigen, kommt bei B. mori überall vor, wo ein besonders rasches Wachthum statthat, und fehlt daher niemals bei den sog. Imaginalscheiben überhaupt[1]. Somit ist es sicher nicht unwahrscheinlich, dass dieser Vorgang sowohl durch Ausübung eines mechanischen Druckes bei der rapiden Volumszunahme des subdermalen Gewebes, als auch durch die viel reichlichere Sauerstoffzufuhr, die er an der betreffenden Stelle bedingt, eine ganz hervorragende Rolle bei der Anlage von entfaltungsfähigen Dermalkeimen spiele.

Was übrigens die Herkunft des Zwischengewebes anlangt, die wir, wie gesagt, in die äußerste Schicht der Endkolben selbst verlegen, dürften auch die Serienschnitte, die in Fig. 16 abgebildet sind, zu Gunsten unserer Ansicht sprechen. Denn aus denselben ergiebt es sich sogleich, dass die gekernte Plasmamasse nur im Bereich obgenannter Endkolben sich vorfindet (siehe Schnitt *b*, *c*, *d*, *e* und *f*), oder wenigstens in vorwiegender Masse auftritt; während im unteren Theile des HEROLD'chen Organs, d. h. am Stiele der Hautinvagination, aus welcher es besteht, zu dieser Zeit mesodermale Elemente in sehr geringer Menge oder noch gar nicht vorkommen (siehe Schnitt *g* und *h*).

Verfolgen wir nun schrittweise die weiteren Entwicklungsstadien der männlichen Larve, so begegnen wir im accessorischen Geschlechtsapparat erst nach der vierten Häutung bemerkenswerthen Veränderungen. Wie aus Fig. 4 hervorgeht, welche das HEROLD'sche Organ einer Raupe aus der fünften Altersperiode darstellt, erscheinen um diese Zeit die zwei ektodermalen Keime *p* ganz bedeutend vergrößert, und hängen nun als lange, an der freien Spitze etwas verschmälerte Zapfen in den Hohlraum der Hauttasche hinein. Dabei hat sich auch der untere Theil, der Hals dieser letzteren, nicht unwesentlich erweitert, und die Übergangsöffnung zum äußeren Integument (*o*) klafft so breit, dass die Cuticula des Integumentes ohne Unterbrechung sich in dieselbe einsenkt und eine membranöse Auskleidung ihrer inneren Wände abgiebt (*ct*). In Fig. 4 zeigt sich diese Auskleidung, in Folge von Zerrung beim Präpariren, zufälligerweise nach außen, wie ein Handschuhfinger umgestülpt; sie bewahrt da-

[1] Vgl. E. VERSON, La formazione delle ali nella larva del B. mori. Pubbl. Anat. d. Staz. Bacolog. IV. Padova 1890. — VERSON e QUAJAT, Il filugello e l'Arte Sericola. Padova 1896. p. 273.

gegen ihre natürliche Lage in Fig. 5 (*ct*), wo die cuticuläre Sekretion der Zellen übrigens schon so weit zur Geltung gekommen ist, dass auch die freien Spitzen der Keimzapfen wie von einem dünnen Schleier überzogen erscheinen.

Abgesehen von dieser allgemeinen Vergrößerung sind aber in der fünften Altersperiode der Larven noch zwei besondere Vorgänge zu erwähnen, welche einestheils die Wände der Hauttasche, anderentheils die hinteren Endampullen der Hodenstränge betreffen.

Bezüglich der ersteren genügt wohl ein Blick auf die Fig. 5, um sofort zu erkennen, dass gleich unter den ersten schon beschriebenen Zapfen *p*, ein zweites Paar ektodermaler Keime *p'* auftritt, welches schnell anwächst und schließlich eben so zapfenartig aus den Seitenwänden hervorragt. Wir sind nicht im Stande zu entscheiden, ob es sich dabei um die Differenzirung einer einzigen von Anfang an breiteren Keimwucherung etwa handelt, wie sie die Betrachtung der Fig. 5 nahelegt; oder ob das zweite Keimpaar *p'* erst nachträglich unterhalb des ersteren, und von demselben unabhängig, zur Entstehung gelangt. Thatsächlich erscheinen gegen Ende der Larvenperiode die Ausgangspunkte der zwei Keim- oder Zapfenpaare vollständig von einander getrennt, und die Zapfenpaare selbst wurzeln nicht nur in einem verschiedenen Niveau der Hauttasche, so dass das zweite Paar viel tiefer, der Mündungsöffnung näher steht, als das erste, sondern sie liegen auch seitlich von einander verschoben. Dieses Verhältnis geht ganz unzweideutig aus Fig. 17 hervor, in welcher einzelne Bilder aus einer kontinuirlichen Schnittserie des Herold'schen Organs, nur 50fach vergrößert, dargestellt sind. Im sechsten Querschnitt *c'* (vom blinden Grund aus gezählt) erscheinen die zwei ersten Zapfen als lappenartige Vorwölbung der Seitenwände an die dorsale, d. i. an die hintere Fläche der Hauttasche gedrängt, während das zweite Zapfenpaar, im achten und zwölften Querschnitt (*d'* und *e'*) allmählich anschwellend, ganz entschieden der ventralen, d. i. der vorderen Fläche der Hauttasche sich zuneigt. Berücksichtigt man ferner, dass die Herold'sche Tasche genau in der Grenzlinie zwischen achtem und neuntem Bauchsegment sich einsenkt und daher von jedem derselben einen gleichmäßigen Antheil bezieht, so muss man die Wahrscheinlichkeit zugeben, dass die ganze vordere Hälfte der abgeplatteten Tasche eigentlich zum achten Segment, und die hintere zum neunten gehöre. Demnach würde das erste Zapfenpaar eben so dem neunten Segmente entstammen, und müsste vom achten Seg-

ment das zweite Zapfenpaar abgeleitet werden, was zunächst darauf hinweisen dürfte, dass beide Zapfenpaare eigentlich wohl nichts Anderes als modificirte, wenn auch sehr verspätete Gliedmaßen darstellen: und die Feststellung einer solchen Derivation wird sich später, zur Durchführung von Vergleichen mit dem Evolutionsgang der weiblichen Anhangsdrüsen, die wir uns anderswo vorbehalten, ganz besonders nutzbar erweisen.

Wenn auch nicht in demselben Maße wie die Seitenwände, aus welchen das obere und das untere Zapfenpaar (Fig. 6*p* und *p'*) hervorgewachsen sind, erweitern oder verlängern sich übrigens auch die Wände des blinden Grundes der ektodermalen Tasche. Die Schnittserie, aus welcher Fig. 16 entnommen ist, zeigt zur vollsten Evidenz, dass die Terminalampullen der Hodenstränge sich vorwiegend an die dorsale (hintere) Fläche des HEROLD'schen Organs festsetzen, und dass dieselben im Verlauf ihrer Entfaltung sich dort in einer Weise zustreben, dass der dazwischen gerathene Grund der Hauttasche gewaltsam ventralwärts (nach vorn) gedrängt wird (*b*, *c*, *d* in Fig. 16). Wie aber dieser Grund selbst in Tiefe und Länge weiterwachsen möchte, begegnet er einem neuen Hindernis im äußeren mesodermalen Überzuge, der hier eine ansehnliche Verdickung erfahren hat. Die Verlängerung knickt daher sogleich in sich selbst zusammen, und die Lichtung der HEROLD'schen Hauttasche bietet demgemäß an ihrem blinden Grunde eine knieartige Beugung oder Krümmung dar, welche wir später an der fertigen Peniswurzel wiederfinden werden. In Fig. 6 *f* haben wir gesucht dieses Verhältnis dadurch anzudeuten, dass wir die allmählich, bei Drehung der Mikrometerschraube nach einander in Focaldistanz eintretenden Umrisse des blinden Grundes, in eine einzige Zeichnung zusammengefasst haben.

Schließlich ist es von größter Wichtigkeit die Evolutionen nicht zu übersehen, die sich unterdessen an den Hodensträngen selbst vollzogen haben. Wenn auch im queren Durchmesser verdickt, bewahren dielben noch im ganzen Verlauf bis zum Hoden die Form einer festen, soliden Schnur. Aber die Terminalampullen, mit welchen sie sich an die HEROLD'sche Hauttasche ansetzen, haben die Gestalt einer sphärischen Blase aufgegeben, um sich nach und nach zu verziehen und dem Anscheine nach in einen längeren Schlauch auszuwachsen, welcher in zusammengewundenem Knäuel dem blinden Grunde der Hauttasche aufsitzt (*rt* in Fig. 5 und 6).

In der spinnreifen Larve haben also die Ausführungsgänge und die Anhangsorgane des männlichen Geschlechtsapparates schon eine sehr ansehnliche Entwicklung erreicht.

Die eingestülpte Hauttasche, welche eigentlich das ganze Herold'sche Organ ausmacht, hat sich erweitert und vertieft; ihre Seitenwände haben vier Keimwülste hervorgebracht, welche, allmählich zu einem oberen und einem unteren Zapfenpaar herangewachsen, in die freie Lichtung herabhängen; aber der blinde Grund des Sackes ist noch vollständig geschlossen, und um dasselbe, sowie im Inneren der Zapfen selbst hat eine reichliche Wucherung mesodermaler Elemente stattgefunden, deren unmittelbare Ableitung vom gekernten Plasma der Hodenstränge zu Tage liegt. Der seitliche Zutritt der zwei Hodenstränge, deren Terminalampullen zu einem vorgewölbten Aufsatze von verknäuelten Schläuchen ausgewachsen zu sein scheinen, verleiht dem ganzen Gebilde eine unverkennbare Ähnlichkeit mit den Umrissen eines Uterus (Fig. 5 und 6).

Welche Bedeutung mögen nun diese auffallenden Emanationen der Terminalampullen haben?

Eine noch so aufmerksame Betrachtung des Knäuels in toto ist nicht im Stande uns genügenden Aufschluss zu ertheilen. Aber mit geduldigen Isolationsversuchen unter dem Mikroskope gelingt es die Schwierigkeiten zu überwinden, welche die Kleinheit des Objektes an und für sich macht. Und der entwirrte Aufsatz (siehe Fig. 7) lässt uns mit Verwunderung erkennen, dass es sich nicht um eine einfache Verziehung der Terminalampullen zu einem längeren, einfachen Schlauch handelt, sondern dass von jeder Terminalampulle nach vorn und nach hinten (in der Zeichnung nach oben und nach unten) ein besonderer schlauchartiger Ausläufer ausgeht, welcher in die Länge wächst, und hiermit einen T-förmigen Aufsatz zum jederseitigen Hodenstrange vervollständigt.

Kurz nach der Verpuppung pflanzt sich der Process der Aushöhlung, den wir bisher in den Terminalampullen nur nach dem freien Ende zu vorschreiten sahen, auch in entgegengesetzter Richtung fort. Im soliden Hodenstrange umgeben sich die einzelnen Kerne mit einem eigenen Plasmahofe, vervollkommnen sich zu geschlossenen konischen Zellen, die sich radiär zur Längsachse des Stranges aufstellen und endlich zu einem centralen Kanal aus einander weichen: das solide Gebilde ist nun hohl geworden und dessen Lichtung ist nur mehr durch den blinden Grund der endständigen Terminalampullen begrenzt, welche sie einerseits gegen den Hoden

und andererseits gegen die HEROLD'sche Integumentaltasche abschließen.

Lenken wir unsere Aufmerksamkeit auf ein noch vorgerückteres Entwicklungsstadium, wie es von Fig. 9 etwa dargestellt wird (vier Tage nach der Verpuppung), so finden wir durch die mittlerweile stattgehabte Streckung der einzelnen Abschnitte das Verständnis ihrer gegenseitigen Beziehungen sehr erleichtert. Und es kann Niemanden mehr ein Zweifel darüber aufsteigen, dass der vordere[1] Ausläufer jeder Terminalampulle als eine Nebendrüse, der hintere dagegen als Ductus ejaculatorius aufgefasst werden muss, während das zwischenliegende Mittelstück offenbar eine Samenblase vorstellt.

Alles dieses bestätigt vollkommen den von PALMÉN und von NUSBAUM (l. c.) aufgestellten Satz, dass die Ausführungsgänge und die Anhangsorgane des Geschlechtsapparates bei den Insekten sämmtlich aus paarigen Keimen entstehen. Dagegen ist die Behauptung NUSBAUM'S, dass, mit Ausnahme der Vasa deferentia und der Oviducte, alle übrigen Theile des Ausführungsapparates aus dem Hautepithel sich entwickeln, absolut irrig. Unsere Präparate gestatten nicht die entfernteste Möglichkeit anders als in dem Sinne ausgelegt zu werden, dass Nebendrüse, Samenblase und Ductus ejaculatorius ausschließlich dem Hodenstrange, oder korrekter, der hinteren Terminalampulle desselben entstammen. Und darin weichen wir entschieden auch von WHEELER ab, welcher die Ansicht ausspricht, die Samenblasen seien allerdings mesodermalen Ursprungs und entstammten direkt den Terminalampullen, aber Ductus ejaculatorius und Nebendrüsen möchten ektodermal entstehen, und zwar als unpaare Bildungen in der Medianlinie!

Ja, wir sind sogar der Meinung, dass es exakter wäre, nicht einmal die Samenblase unmittelbar aus der Terminalampulle abzuleiten. Untersucht man nämlich bei einer Vergrößerung von 3 bis 400 Dchm. eine größere Reihe von Präparaten, die sich ungefähr im Entwicklungsstadium der Fig. 7 mehr oder minder befinden, so kann man konstant nachweisen, dass die Elemente des blinden Grundes, sowohl bei der vorderen als bei der hinteren Emanation der Endampulle, in Ruhestand verharren, und erst in einiger Entfernung von demselben lebhafte Proliferationsvorgänge erkennbar werden, welche eine stetige Verlängerung der zwei divergirenden

[1] In der Zeichnung obere.

T-Schenkel bedingen. Man sollte also den Emanationsprocess der Endampulle so auffassen, als ob dieselbe durch einen queren Schnitt in zwei annähernd halbkugelförmige Hälften, eine vordere und eine hintere, getrennt würde, und am Trennungsrand ein proliferirender Ring sich ausbildete, welcher, in seinem ganzen Umfang neue Tochterzellen producirend, die zwei Halbkugeln um die Länge des dazwischen entstehenden Schlauches aus einander schiebt. Demgemäß würden aus jeder Terminalampulle primär nur eine accessorische Drüse und ein Ductus ejaculatorius hervorgehen; letztere würden ihrerseits erst sekundär, durch Nachschub in proximaler Richtung, die zwischenlagernde Samenblase erzeugen.

Die weiteren Schicksale des mesodermalen Ausführungsapparates sind leicht abzusehen. Bis zur zweiten Hälfte des Puppenstadiums[1] bleiben die Samenblasen, die Ducti ejaculatorii, und die accessorischen Drüsen, welche mittlerweile alle ihre endgültige Längenausdehnung erreicht haben, von einem Ende bis zum anderen paarig. Die äußersten oberflächlichen Elemente der Schlauchwände, die sich eben in eine Längs- und eine Querfaserschicht umgelagert haben, zeigen wohl schon ein gewisses Bestreben nach Konfluenz, indem sie an den Berührungsstellen der homonymen Theile, ähnlich den Rinden approximirter Zweige, mit einander verwachsen. Daher kommt es, dass die doppelten Schläuche der Ductus ejaculatorii und der Samenblasen eine gemeinschaftliche mesodermale Umhüllung jetzt aufweisen, welche sich auf den größten Theil der accessorischen Drüsen ebenfalls erstreckt: nur die äußersten Enden dieser letzteren bewahren je einen besonderen Überzug, weil ein kurzer mesodermaler Strang (*ms* in Fig. 7) sie an das gleichseitige Vas deferens heftet, und so ihre vollständige Annäherung hindert.

In der zweiten Hälfte des Puppenstadiums beginnen jedoch die zwei Ductus ejaculatorii an ihrem äußersten blinden Ende in einander zu dehisciren (*ce.ce* in Fig. 12) und ihre Verschmelzung zu einem einzigen Schlauche schreitet allmählich nach rückwärts, bis zum Anfang der Samenblasen, wo die Konfluenz stille steht und die weiteren Abschnitte des Geschlechtsapparates bilateralen Typus bleibend behalten. Jedenfalls ist es auffallend, dass, nach erfolgter Vereinigung der zwei Ductus zu einem einzigen Schlauche, der ekto-

[1] Also bis zum achten Tage etwa nach der Verpuppung, wenn das ganze Puppenstadium die mittlere Dauer von 14 Tagen einhält.

dermale Theil des Ausführungsganges (*f* Fig. 13) noch mehrere Tage gegen den mesodermalen (*ce* Fig. 13) ganz abgeschlossen verbleibt.

Während dieser letztere in vorgerückter Puppenperiode sich also eigentlich nur darauf beschränkt, in Länge und Breite zu wachsen, ohne seine äußere Gestaltung sehr wesentlich zu modificiren, sind dagegen viel tiefer und auffälliger die Veränderungen, welche das HEROLD'sche Organ betreffen.

Dasselbe stellt zu Ende der Larvenperiode, wie wir gezeigt haben, eine Dermaltasche dar, von deren Seitenwänden ein oberes und ein unteres Zapfenpaar in die Höhlung der Einstülpung hereinhängen. Ein dicker mesodermaler Überzug (*ms* Fig. 7) verleiht dem ganzen Gebilde rundliche Gestalt, und stellt zugleich eine feste Verbindung mit dem blinden Grunde der hinteren Emanationen der Terminalampullen her. Anfangs wachsen die vier Zapfen in Dicke und Länge fort, so dass der Innenraum bald von denselben strotzend erfüllt wird, und das turgescirende Gebilde sich allmählich von seiner liegenden Stellung fast unter rechtem Winkel aus der Ebene des Bauch-Integumentes erhebt. Darauf nimmt aber das Wachsthum der Zapfen eine andere Richtung: sie verbreitern sich nämlich an ihrer Wurzel, an ihrer Basis, ohne übrigens das bezügliche Niveau nach oben oder nach unten zu überschreiten, welches sie vom Ursprung an in der Hauttasche einnahmen. Dadurch wachsen die zwei Zapfen jedes einzelnen Paares sich längs den Wänden einander entgegen, berühren sich, und fließen endlich zu einer ringförmigen Falte zusammen, welche durch fortgesetzte Konfluenz der sich eben so im Ringe verbreiternden Zapfenkörper allmählich stärker hervortritt und endlich eine schlauchartige Invagination abgiebt.

Dasselbe Spiel wiederholt sich mit den zwei Zapfen des unteren Paares.

Aber die Konfluenz pflanzt sich schneller an der dorsalen als an der ventralen Seite fort. Und so kommt es, dass in Fig. 8 (dreitägige Puppe) sowohl die Zapfen des oberen (*p*) als jene des unteren Paares (*p'*) dorsal schon mit einander verwachsen erscheinen (der verwachsene Rand bildet einen schattirten Halbkreis), während sie ventral noch nicht auf einander gestoßen sind. Eben so ergiebt die Schnittserie der Fig. 18 (nur 50fach vergrößert), dass in den tieferen, der Basis näheren Partien, je zwei Zapfen schon zu einem vollständigen Ringwulste (*d''*) verwachsen sein können, während dem freien Rande näher dieselben auf der ventralen Seite noch rinnenartig offen stehen (*e''* und *f''*).

Natürlich werden dabei die aus den Zapfen hervorgegangenen Wülste um so schmäler, je mehr sie an Breitenausdehnung im Kreise gewinnen, und schließlich finden wir an ihrer Statt zwei zu einander koncentrische Schläuche wieder, um welche, wie im Folgenden gezeigt werden soll, das mesodermale Gewebe des ursprünglichen HEROLD'schen Organs eine ganz eigenthümliche Vertheilung annimmt. Der innere Schlauch (*p* in Fig. 10), welcher vom oberen Zapfenpaar abstammt, behält bleibend seine verdoppelte Wandung und formt sich rasch zum Penis um. Der äußere Schlauch (*p'* Fig. 10), der Vorhaut des Penis entsprechend, ist ebenfalls zweiblätterig angelegt, aber die zweite Lamelle desselben verstreicht in Bälde gegen das allgemeine Integument, in welches sie unmittelbar übergeht. In demselben Maße nun, als die vier Keimzapfen in Penis und Vorhaut sich verwandeln, wechseln ihre ursprüngliche Lage auch die mesodermalen Elemente, welche den Innenraum derselben ausfütterten. Schon aus Fig. 8 (junge Puppe) wird es ersichtlich, dass die Kerne des Mesodermalgewebes (*ms*) eine besondere Verlagerung erfahren. Hält man gegenwärtig, dass *p* das obere, zum Theil schon rinnenartig verwachsene Zapfenpaar vorstellt, *p'* den aus dem unteren Zapfenpaare entstehenden Wulst, und endlich *ab* den tiefsten Abschnitt, den blinden Grund der HEROLD'schen Hauttasche, der sich in *a* winkelig krümmt, um auf eigene Rechnung noch weiter, bis *b*, in die Länge zu wachsen —, so muss man schließen, dass das mesodermale Gewebe zunächst diesen letzten Abschnitt *ab* dick umwickelt; dass es ferner aus den Emanationen des oberen Zapfenpaares in zwei divergenten Zügen ausstrahlt, welche sich an der Basis in entgegengesetzter Richtung umschlagen, und dass es endlich innerhalb des unteren Zapfenpaares *p'* wie zu einem gewundenen Knollen sich zusammendreht, der nach und nach den aufkommenden Ringwulst der Vorhaut umfasst. Dieser mesodermale Kranz fixirt sich nun, wie die Querschnitte *c''*, *d''*, *e''* der Fig. 18 deutlich zeigen, an die ventrale Hypodermis *ip*, und bedingt dadurch, dass später, wenn das Gesammtintegument sich nach hinten verzieht, die circumscripte Verwachsungsstelle der allgemeinen Verschiebung nicht folgen kann. Es bildet sich also daselbst eine tiefe Einbuchtung der Hautdecke, deren Wände chitinisiren und ein festes Skelett für den ganzen Muskelapparat des Penis abgeben.

Die Muskelknollen, welche aus dem Inhalte des unteren Zapfenpaares entstehen, sind von Fig. 10, 11 und 12 in ms_1 zur Anschauung gebracht, während sie in Fig. 13, 14 und 15 m_1 schon mit einander

zusammengeflossen sind und einen kontraktilen Kranz bilden, der die Vorhaut des Penis zu $^2/_3$ umfasst, und sie an die Hypodermis fixirt (s. besonders Fig. 14).

Die doppelten Kernzüge, welche aus dem mesodermalen Antheile des oberen Zapfenpaares hervorgehen, entfalten sich als zwei Paare Muskeln, von welchen der Penis vor- und rückwärts gezogen wird (*ms* in Fig. 10, 11 und 12, *m* in Fig. 13 und 14, *mp* und *mr* in Fig. 15).

Was endlich den blinden Grund der ehemaligen Herold'schen Tasche betrifft, von dem schon Fig. 8 zeigte, dass er in *a* winkelig abbog, um sich bis *b* weiter zu strecken, finden wir denselben in Fig. 11 (mittlere Puppenperiode) zu einem längeren geknickten Rohre verwandelt, welches bis *f* reicht, durch eine besonders starke Muscularis ausgezeichnet ist, und offenbar einen integrirenden Bestandtheil des Penisgliedes abgiebt. Da das Längenwachsthum dieses ersten Penisabschnittes aber nicht geradlinig erfolgt, sondern in einer Krümmung, so muss angenommen werden, dass es einseitig vorwiegt, d. h. dass es dorsalwärts im gegebenen Falle mit größerer Lebhaftigkeit vor sich geht, als ventralwärts. Und dieses ungleiche Wachsthum der vorderen und der hinteren Partien bringt es mit sich, dass auch die Umschlagstelle des Penis zur Vorhaut an der dorsalen Seite viel höher hinaufgezerrt wird (Fig. 11 *vt.s*), als an der ventralen (Fig. 11 *vt.i*).

Sobald die zwei Muskelpaare, welche den Penis vor- und rückwärts bewegen, sich nach außen entfaltet haben, bleibt der Raum zwischen den Doppelwänden des Penisrohres leer. Letztere nähern sich dann bis zur Berührung, und indem die Grenzen der einzelnen Zellen schwinden, erfolgt ihre vollständige Chitinisirung. Zum Schlusse mag nur noch hervorgehoben werden, dass dort, wo der Muskelapparat einsetzt, sich eine hypertrophische Stelle ausbildet, die als vorragende Spina (*sp* Fig. 15) zum Ausdrucke kommt.

Die wichtigsten Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung können also in folgenden Sätzen zusammengefasst werden:

1) Die hinteren Hodenstränge, aus gekernter plasmatischer Masse bestehend, laufen im ersten Larvalstadium sowohl gegen den Hoden, als gegen das Herold'sche Organ in eine kolbenartige Verdickung aus, welche allmählich sich blasenartig erweitert.

2) Der vordere Endkolben jedes Hodenstranges, wohl aus dem

Cölomsäckchen eines der vorderen Abdominalsegmente hervorgehend, erweitert sich nach und nach zum viertheiligen Hodenkelche.

3) Der hintere Endkolben, welcher nach Wheeler ein persistirendes Divertikel des Cölomsäckchens aus dem zehnten Abdominalsegment des Embryo darstellt, wächst T-artig in zwei hohle, divergente Schenkel aus. Dieselben enden mit blindem Grunde und verwandeln sich, der eine zur Nebendrüse, der andere zum Ductus ejaculatorius, während zwischen beiden die Samenblase durch doppelseitigen Nachschub entsteht.

4) Nur der wirklich strangförmige Abschnitt, der von einem Endkolben zum anderen läuft, erzeugt das Vas deferens.

5) Samenblasen, Nebendrüsen und Ductus ejaculatorii sind sämmtlich paarige Bildungen; letztere verschmelzen jedoch im zweiten Puppenstadium vom blinden Grunde aus, und erwecken hiermit den Anschein der primären Unpaarigkeit.

6) Das Herold'sche Organ ist eigentlich nur eine taschenartige Hauteinstülpung, welche am letzten und am vorletzten Bauchsegment participirt, und den Penis sammt seiner Vorhaut und seinem Wurzelgliede erzeugt.

7) Der Penis entsteht aus einem oberen Keimpaare der eingestülpten Hautwände, seine Vorhaut aus einem zweiten, unteren Keimpaare. Der blinde Grund der Herold'schen Tasche streckt sich dagegen zum geknickten Wurzelgliede des Penis. Nachweisbar gehört der Penis zum neunten Abdominalsegment, und seine Vorhaut zum achten.

8) Der männliche Geschlechtsapparat lässt drei verschiedene Territorien unterscheiden, welche bis knapp vor dem Imaginalstadium von einander abgeschlossen verharren: a) den Innenraum des Hodens, b) das Vas deferens im Verein mit einer Samenblase, einer Nebendrüse und einem Ductus ejaculatorius, c) den Penis und dessen Wurzelglied.

9) Der ganze Muskelapparat der männlichen Geschlechtstheile, Paarungsorgan mit einbegriffen, lässt sich vom gekernten Plasma der embryonalen Hodenstränge ableiten.

Padua (R. Stazione Bacologica), im November 1895.

Erklärung der Abbildungen.

(Mit Camera clara in stets gleicher Distanz entworfen.)

Tafel XII und XIII.

Fig. 1. HEROLD'sches Organ aus der zweiten Larvalperiode. *gv*, *vd*, Hodenstrang; *it*, Terminalampulle desselben; *c*, Hohlraum der eingestülpten Hauttasche. Vergr. von A 500 Dchm., von B 100 Dchm.

Fig. 2. Dasselbe aus einer Larve dritter Häutung. Der solide Hodenstrang (*gv*) dehnt sich zu einer weiten Terminalampulle (*rt*) aus. Die Hauttasche, deren Hohlraum (*cc*) durch die Öffnung (*o*) nach außen mündet, verdickt sich am Grunde zu zwei seitlichen Keimwülsten (*pp*). 100mal vergrößert.

Fig. 3. Vierte Larvenperiode. Abgesehen von der allgemeinen Volumszunahme fallen die Keimwülste (*p*) auf, welche schon zapfenartig aus den Wänden hervorwachsen. Links finden sich die größeren Tracheenäste (*tr*) dargestellt, welche vom letzten Stigma dem Organe geliefert werden. Vergr. 100 D.

Fig. 4. Fünfte Larvenperiode. Die Terminalampullen der soliden Hodenstränge (*gv*) verziehen sich zu einem unregelmäßigen Hohlraume (*rt*); aus den Keimwülsten haben sich zwei lange Zapfen (*pp*) entwickelt, welche in das Lumen der Hauttasche herunterhängen; der cuticulare Überzug (*ct*) des Taschenstieles wurde bei der Präparation zufällig nach außen umgestülpt. Vergr. 100 D.

Fig. 5. Ende der fünften Larvenperiode. Die Terminalampullen sind zu einem Knäuel verschlungener Schläuche (*rt*) ausgewachsen; unter dem oberen Zapfenpaare (*p*) ist ein unteres Paar neuer Keimwülste aufgetreten (*p'*); ein dünnes Cuticularrohr (*ct*) durchsetzt die Mündungsöffnung (*o*), um die inneren Wände der Hauttasche zu überziehen. Vergr. 100 D.

Fig. 6. Aus einer spinnreifen Larve. *p*, oberer, *p'*, unterer Keimzapfen; *ms*, Mesodermalgewebe, welches, von den soliden Hodensträngen abstammend, ins Innere der Zapfen ausstrahlt; *f*, blinder Grund der Ektodermaltasche, nach optischen Querschnitten bei verschiedenen Fokaldistanzen dargestellt. Vergrößerung 100 D.

Fig. 7. Nach beendigter Spinnreife. *p* und *p'*, oberes und unteres Zapfenpaar; *ms*, mesodermaler Überzug der Hautinvagination. Der gewundene Schlauchknäuel, welcher derselben in Fig. 5 aufsaß, ist hier durch geeignete Präparation entwirrt. Aus dem Hodenstrange *v.d*, der sich nun von einem Ende zum anderen aushöhlt, entspringen zwei diametral entgegengesetzte Emanationen. Nach vorn die sogenannte Nebendrüse (*gl.a*), nach hinten der Ductus ejaculatorius. Vergr. 50 D.

Fig. 8. Aus einer dreitägigen Puppe. Das HEROLD'sche Organ, d. h. die Dermaltasche, von einer dicken Schicht Mesodermalgewebe umhüllt (*ms*), hängt nur mehr mit dem doppelten blinden Grunde (*cc*) des paarigen Ductus ejaculatorius zusammen. Das obere Zapfenpaar (*p*) ist schon mit einander im Kreise verwachsen; das untere Zapfenpaar (*p'*) steht auf der ventralen Seite noch rinnenartig offen. Der blinde Grund der Hauttasche beschreibt in *a* eine Krümmung und streckt sich dann noch weiter bis *b*. Die Elemente des Mesodermalgewebes (*ms*) umlagern sich derart, dass sie zunächst den schlauchartig ver-

längerten Grund (*ab*) dick umwickeln; ferner aus dem ersten Zapfenpaare in je zwei divergenten Zügen ausstrahlen; endlich im unteren Zapfenpaare sich knollenartig zusammenballen. Vergr. 100.

Fig. 9. Aus einer viertägigen Puppe. Der ektodermale Abschnitt ist in der Entwicklung etwas weniger vorgerückt als in der vorausgehenden Figur, nur das obere Zapfenpaar (*pp*) fängt seitlich zu konfluiren an, während das untere Zapfenpaar noch ruht. Dagegen lässt der mesodermale Abschnitt die Anlage des definitiven Apparates sehr deutlich erkennen. Die diametral entgegengesetzten Emanationen des Vas deferens (*v.d*) entsprechen rechts den Nebendrüsen (*g.a*), links den paarigen Ductus ejaculatorii (*c.e*), während dazwischen die Samenblasen (*v.s*) sich ausbilden. Vergr. 50 D.

Fig. 10. Aus einer fünftägigen Puppe. Der mesodermale Abschnitt hat keine weiteren Veränderungen erlitten; der ektodermale hat sich ganz auffallend umgeformt. Aus dem oberen Zapfenpaare ist ein invaginirter Schlauch (*p*) hervorgegangen, dessen zweilippiger Rand die Abstammung von zwei besonderen Keimwucherungen noch deutlich verräth. Indem der mesodermale Inhalt der anfänglichen Zapfen unter der Form von je zwei Muskelzügen (*ms*) herausgetreten ist, nähern sich die zwei Blätter des invaginirten Schlauches (*p*) bis zur Berührung und chitinisiren. Auch das untere Zapfenpaar (*p'p'*) ist schon im Kreise verwachsen und giebt mit seinem inneren Blatte eine schlauchartige Umhüllung zum Penis (*p*), während sein äußeres Blatt gegen das allgemeine Integument nach und nach verstreicht. Sein mesodermales Gewebe liegt noch zusammengeballt zu zwei Knollen (ms_1), welche später konfluiren, und die Vorhaut des Penis kranzartig umfassen. Vergr. 50 D.

Fig. 11. Aus einer sechstägigen Puppe. *ce*, doppelter blinder Grund der noch paarigen Ductus ejaculatorii; *f*, blinder Grund der Peniswurzel, aus dem tiefsten Abschnitte der Herold'schen Dermaltasche hervorgegangen; *vts*, dorsale, *vti*, ventrale Umschlagstelle des äußeren Blattes des Penis (oberes Zapfenpaar!) zum inneren Blatte (*p'*) der Vorhaut (unteres Zapfenpaar!); *ms ms*, ein Musculus retractor et protrusor penis derselben Seite; ms_1, der kontraktile Kranz, der die Vorhaut an das allgemeine Integument fixirt. Vergr. 50 D.

Fig. 12. Aus einer etwa achttägigen Puppe. *v.d*, Vasa deferentia; *v.s*, Samenblasen; *ga*, Nebendrüsen; *c.e*, Ductus ejaculatorii, am blinden Grunde in einander dehiscirend; *g*, Vorhaut des Penis; m_1, deren Musculus constrictor; *ms*, je ein Musculus protrusor und ein Retractor penis auf jeder Seite. Vergr. 50 D.

Fig. 13. Aus einer noch vorgerückteren Puppe. Die zwei Ductus ejaculatorii sind zu einem unpaaren Kanale (*c.e*) konfluirt; die Peniswurzel behält noch ihre blinde Endigung in *f*; *vt* und *ds*, ventrale und dorsale Umschlagstelle der Vorhaut in das äußere Blatt des Penis (*p*); *m*, Vor- und Rückwärtsschieber des Penis; an dem schon kranzartig ausgebreiteten Musculus constrictor der Vorhaut (m_1) haftet noch eine Reihe Hypodermiszellen (*a—b*). Vergr. 50 D.

Fig. 14. Am Ende des Puppenstadiums. *p*, Penis; *g*, Vorhaut; *vt*, *ds*, ventrale und dorsale Umschlagstelle der Vorhaut in das äußere Blatt des Penis; *ip*, Hypoderma; *m*, Muskeln des Penis; m_1, ringartiger Constrictor der Vorhaut; *ivg*, chitinisirte Hauteinbuchtung, an welche sich der Musculus constrictor festsetzt. Vergr. 50 D.

Fig. 15. Aus einem eben ausgeschlüpften Schmetterlinge. *m.r*, Musculi retractores; *m.p*, Musculi protrusores penis: *m'*, Constrictor praeputii; *sp*, hypertrophirte Insertionsstelle der Muskeln; *g*, Vorhaut; *ip*, Hypoderma. Vergr. 50 D.

Fig. 16. Quere Serienschnitte durch ein Herold'sches Organ aus der

vierten Larvenperiode. *a*, erster Schnitt (den blinden Grund der Hauttasche tangirend); *b*, vierter Schnitt (die zwei Terminalampullen der Hodenstränge komprimiren und verdrängen ventralwärts die Hauttasche); *c*, siebenter, *d*, zehnter, *e*, zwölfter Schnitt; *f*, fünfzehnter Schnitt (die zwei oberen Hautzapfen des Penis wölben sich aus den Seitenwänden des Organs hervor); *g*, neunzehnter Schnitt (die freien Zapfenenden hängen ins Lumen desselben); *h*, sechsundzwanzigster Schnitt (der Stiel desselben verwächst theilweise mit dem allgemeinen Integument). Vergr. 100 D.

Fig. 17. Quere Serienschnitte durch das HEROLD'sche Organ aus einer spinnreifen Larve. In *a'* (sechster Schnitt vom blinden Grunde aus gezählt) erscheint im Centrum die Lichtung der Hauttasche, rechts und links die Terminalampullen der Hodenstränge; in *b'* (achter Schnitt) wird der geknickte Abschnitt der centralen Höhlung doppelt getroffen; in *c'* elfter Schnitt) wölbt sich das obere Zapfenpaar aus den Wänden der Hauttasche hervor; in *d'* (dreizehnter Schnitt) tritt das untere Zapfenpaar hervor und persistirt im siebzehnten (*e'*), einundzwanzigsten (*f'*) und fünfundzwanzigsten Schnitt (*g'*). In *f'*, *g'* und *h'* wird eine abgestoßene Cuticularbildung deutlich. Vergr. 50 D.

Fig. 18. Quere Serienschnitte durch das HEROLD'sche Organ aus einer jungen Puppe. *a''* (siebenter Schnitt vom blinden Grunde der Peniswurzel aus gezählt) zeigt rechts und links die schon ausgehöhlten Vasa deferentia, in der Mitte das Lumen der Peniswurzel, während unter demselben die vordere Umschlagstelle des Penis zur Vorhaut durchschimmert; *b''* (neunter Schnitt) enthält besagte Umschlagstelle sowohl vorn als hinten; in *c''* (dreizehnter Schnitt) erscheint das Mesodermalgewebe des HEROLD'schen Organs an die ventrale Hypodermis (*ip*) fixirt; in *d''* (fünfzehnter Schnitt) gehören die zwei innersten koncentrischen Ringe dem doppeltblättrigen Penis an, der dritte äußere dagegen dem inneren Blatte der Vorhaut; letzterer verharrt noch als geschlossener Ring in *e''* (siebzehnter Schnitt), während der Penis hier rinnenartig klafft; aber in *f''* (einundzwanzigster Schnitt) ist die seitliche Konfluenz der ursprünglichen Zapfenpaare noch so weit zurückgeblieben, dass Penis und Vorhaut offen stehen. Vergr. 50 D.



Studien über parasitische Copepoden.

Von

Wladimir Schimkewitsch

(St. Petersburg).

Mit Tafel XIV—XVI und 1 Figur im Text.

I. Die ersten Entwicklungsstadien.

Schon seit einigen Jahren bin ich in Gemeinschaft mit meinem Kollegen Herrn D. D. Pedaschenko mit der Untersuchung der Embryonalentwicklung der parasitischen Copepoden beschäftigt. Von dem genannten Herrn wird zur Zeit eine Arbeit über die Entwicklung von Lernaea branchialis L. zum Drucke vorbereitet, auf die ich öfters in den nächstfolgenden Seiten Bezug zu nehmen die Gelegenheit haben werde. Im Jahre 1889 veröffentlichte ich in russischer Sprache (89) eine kleine Abhandlung über die Entwicklung von Enteropsis dubius Schimk. und Tracheliastes sp., auf die ich mich ebenfalls öfters beziehen werde; ich muss aber schon jetzt im Voraus gestehen, dass einige Thatsachen, welche ich in dieser Abhandlung anführte, jetzt für mich nach dem Vergleiche mit anderen Copepoden in einem ganz anderen Lichte erscheinen.

In der vorliegenden Arbeit bespreche ich — außer den eben erwähnten Arten — die Entwicklung von Chondracanthus gibbosus Kr., Ch. merlucci Holt., Notopterophorus (Doropygus) gibber Thor. und N. papilio Hesse. Es sei erwähnt, dass Notopterophorus gibber und N. papilio, welche so weit von einander entfernte Formen vorstellen, dass sie vor den Untersuchungen Giesbrecht's (82c) sogar für Repräsentanten zweier verschiedener Genera angesehen wurden, in ihrer Entwicklung die größte Ähnlichkeit aufweisen. Einerseits spricht dieses für die nahe Verwandtschaft dieser Arten, welche schon von Giesbrecht auf Grund

morphologischer Charaktere festgestellt wurde, andererseits aber kann es auch durch gleiche äußere Entwicklungsbedingungen erklärt werden: die Eier der einen, sowie der anderen Art entwickeln sich im Uterus. Es scheint überhaupt die Lage der Eier bei den parasitischen Copepoden einen großen Einfluss auf die Entwicklung auszuüben.

Die in einer Reihe hinter einander in dem Eiersacke liegenden Eier (wie bei Lernaea) weisen eine ganz andere Lage des Embryos und einige grundverschiedene Charakterzüge der Entwicklung auf, im Vergleiche mit den Eiern, welche, wie bei Tracheliastes, in mehreren peripherischen Längsreihen angeordnet sind (Fig. 34); auf dieselbe Weise unterscheiden sich auch bedeutend durch ihre Entwicklung von den beiden erwähnten Formen diejenigen Eier, welche ohne jegliche Ordnung in dem Eiersacke liegen (bei Chondracanthus). Obgleich mir nur eine kleine Anzahl von Eiern von Ch. triglae Nord. zur Verfügung stand, so kann ich doch behaupten, dass die Embryonalentwicklung dieser Art, bei welcher die Eier regelmäßig nur in wenigen Reihen angeordnet sind, sich bedeutend von der Entwicklung aller anderen Arten unterscheidet.

Die Anordnung der Eier hängt wahrscheinlich auch von ihrer Größe ab, welche wiederum in einem sehr bedeutenden Grade von der Menge des Nahrungsdotters abhängig ist. Auf diese Weise bestimmen theilweise die Quantität des Nahrungsdotters und die Verhältnisse des gegenseitigen Druckes der Eier ihren Entwicklungscharakter. Vielleicht ist auch in diesen Verhältnissen die Erklärung jener Thatsache zu suchen, dass alle Embryonen der einen Längsreihe eines mehrreihigen Sackes, so wie auch alle Embryonen eines einreihigen Sackes in Bezug zu den Eiachsen immer eine und dieselbe Lage behalten.

Das Material wurde von mir theilweise auf den zoologischen Stationen zu Neapel (1889 und 1891) und zu Villafranca (1891), theilweise auf der zoologischen Station zu Ssolowetzk am Weißen Meere gesammelt. Einen kleineren Theil davon habe ich von den Herren Professoren J. Spengel und P. Mitrofanoff bekommen, denen ich hiermit meinen innigsten Dank ausspreche.

Meistentheils wurde das Material mit einer heißen Sublimatlösung, mit Lang's Flüssigkeit und in der letzten Zeit mit Sublimat-Eisessig (1 : 1 Gemisch) bearbeitet. Für Schnitte entfernte ich gewöhnlich die Eisackmembran, welche überhaupt sehr leicht abgenommen werden kann. Außerdem ist aber sowohl bei

den Formen, welche die Eier in den Säcken tragen, wie auch bei denjenigen, welche sie im Uterus behalten, jedes Ei noch mit einer eigenen Eihülle bedeckt. Diese verwächst manchmal mit der Eisackmembran (wie bei Lernaea), ist aber größtentheils von ihr getrennt. Die Eihülle, sowie auch die unter ihr sich befindende Dotterhaut beeinträchtigen nicht im geringsten weder die Färbung noch andere Manipulationen.

Eifurchung.

Bei Chondracanthus gibbosus ist der männliche Kern viel kleiner als der weibliche. Beide enthalten außer Chromosomen noch eine Chromatinanhäufung (Fig. 1), welche wahrscheinlich dem von HÄCKER (92e) in den Eiern der freilebenden Copepoden beschriebenen »Kernkörper« entspricht. Sobald sich der männliche Kern dem weiblichen genähert hat, legt er sich demselben an und bekommt eine sichelförmige Gestalt (Fig. 2). Darauf beginnt der männliche Kern in die Breite zu wachsen, und indem sich sein Volumen vergrößert, ändert er auch zu gleicher Zeit seine Gestalt: aus einem sichelförmigen Gebilde wird er zu einem Kugelsegment, und die gemeinsame, an der Berührungsstelle des männlichen und weiblichen Kernes entstandene Wandung erscheint jetzt nicht konkav an der Seite des weiblichen Kernes, sondern eben (Fig. 3). Eine Vereinigung der beiden Kerne scheint nicht nur beim Auftreten der ersten, sondern auch der zweiten Querfurche nicht stattzufinden. In Fig. 4 ist ein Blastomer eines Eies abgebildet, welches zur Theilung in vier Blastomere vorbereitet ist. Beide Kerne sind ihrer Größe nach ganz gleich und es ist nicht mehr möglich zu entscheiden, welcher von ihnen der männliche und welcher der weibliche ist; eine Wandung zwischen den beiden ist jedoch ganz deutlich zu bemerken. Das an der Seite sich befindende Centrosoma hat sich, der Anordnung des Eiplasmas nach, wahrscheinlich in zwei Hälften getheilt. In gleicher Weise vereinigen sich auch bei den freilebenden Copepoden die beiden Kerne nicht, wie es von HÄCKER (92e) nachgewiesen wurde.

Die Eifurchung bei Chondracanthus gibbosus und Ch. merlucci ist, wie es schon VAN BENEDEN (70b) und BESSELS (70c) bei einigen anderen Arten dieser Gattung beobachtet haben, eine totale (Fig. 5 und 6). Doch ist, wie es scheint, die Furchung bei Ch. merlucci nicht vollkommen äqual, da die unteren Blastomere auf dem achtzelligen Stadium etwas größer als die oberen sind. Die von

mir beobachteten Thatsachen stimmen bezüglich der Endresultate der Eifurchung mit denjenigen der oben genannten Autoren nicht überein. VAN BENEDEN und BESSELS behaupten, dass wir nach der Furchung ein Stadium haben, in welchem die Anlage aus pyramidalen Zellen mit Zellkernen an der Peripherie und dem Eidotter im Centrum besteht. Nach meinen Präparaten aber befindet sich bei Ch. gibbosus und Ch. merlucci (Fig. 11) im Centrum eines solchen Stadiums ein deutliches Blastocoel, welches gar keinen Dotter enthält. Übrigens sind ja die Beobachtungen von VAN BENEDEN und BESSELS an Ch. triglae gemacht, dessen Eier viel reicher an Dotter sind und eine ganz andere Anordnung in den Eisäcken haben, so dass es leicht möglich ist, dass bei dieser Art das Blastocoel sehr früh mit dem Dotter ausgefüllt wird. Bei Ch. merlucci kann an dem achtzelligen Stadium noch keine Spur eines Blastocoels (Fig. 7) wahrgenommen werden.

Den zweiten Furchungstypus beobachtete ich an beiden Arten von Notopterophorus (N. gibber und N. sp.). Zuerst theilt sich hier das Ei total in zwei und vier Blastomere (Fig. 44 und 45), in dem achtzelligen Stadium aber kommt hier schon eine deutliche Furchungshöhle und in ihr eine sehr kleine Anhäufung von Dotter zum Vorschein. Sodann nimmt die in der Furchungshöhle vorhandene Dottermasse zu (Fig. 47) und endlich wird von dem Dotter die ganze Höhle erfüllt. Später gelangen die Kerne der pyramidalen Furchungszellen, welche noch lange im Laufe der weiteren Entwicklung erhalten bleiben, an die Peripherie und werden sammt der sie umgebenden Plasmaschicht zu selbständigen, hellen und ziemlich großen Blastodermzellen (Fig. 48). Dieser Übergang von einer totalen Furchung zu einer superficiellen kann auch sehr gut an den Eiern von Enteropsis dubius beobachtet werden. Fig. 36, 37 und 38 stellen drei auf einander folgende Furchungsstadien von Enteropsis dubius dar; sein Furchungsprocess gehört zu demselben Typus wie die Furchung von Notopterophorus. Wenn wir Fig. 36 und 37 mit einander vergleichen, so sehen wir, dass in dem ersten Falle die peripherischen Furchungszellen, welche noch ihre pyramidenförmige Gestalt behalten haben, bedeutend größer, die Centralanhäufung dagegen viel kleiner erscheint als in dem zweiten. In Fig. 38 sind endlich die Plasmaanhäufungen vollkommen abgesondert und im Begriff die Gestalt gewöhnlicher Blastodermzellen anzunehmen und das Eicentrum ist von einer dichten Dottermasse erfüllt; dabei verschwinden die Grenzen der einzelnen Pyra-

miden beinahe vollkommen. Es ist klar, dass hier bei jeder Theilung der peripherischen Furchungszellen ein gewisser Theil des Dotters in die Centralhöhlung abgeschieden wird, wogegen in anderen Fällen bei den Crustaceen, bei dem ähnlichen Übergange der totalen Furchung in eine superficielle, eine Verschmelzung der inneren Theile der Pyramiden wahrzunehmen ist.

Den dritten Furchungstypus beobachten wir an der Gattung Lernaea. Nach den Untersuchungen von PEDASCHENKO trennen sich bei dieser Form (Fig. I) von dem einen Makromer, welches den Dotter enthält, einige Mikromere ab, eines hinter dem

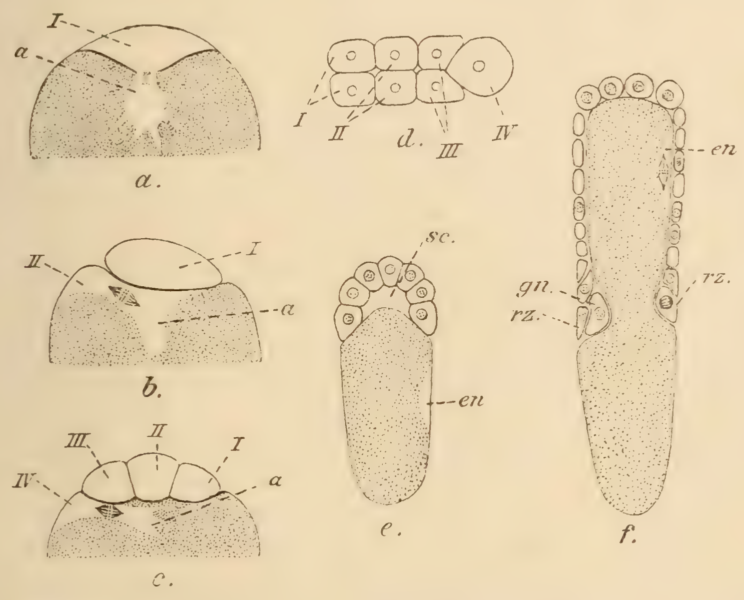


Fig. I. Schematische Darstellung der ersten Entwicklungsstadien von Lernaea branchialis L. nach PEDASCHENKO. *a*, Ei in Zweitheilung begriffen; *b*, Absonderung des zweiten Mikromers; *c*, Absonderung des vierten Mikromers; *d*, achtzelliges Stadium (das Makromer mitgezählt) von oben gesehen; *e*, Blastulastadium im Sagittalschnitte; *f*, Gastrulastadium im Sagittalschnitte; *sc*, Furchungshöhle; *en*, Entoderm; *gn*, Genitalzellen *rz*, Randzellen der äußeren Schicht; *a*, Makromer; *I—IV*, Mikromeren.

anderen, von denen sich ein jedes theilt und einem Paare bei einander liegender Mikromere den Ursprung giebt (*a*, *b*, *c*, *d*). Zwischen dem Makromer und den Mikromeren, die anfänglich an einem Pole des Makromers gelegen sind, befindet sich ein deutliches Blastocöl (*e*). Sodann umwachsen die Mikromere das Makromer, welches das zukünftige Entoderm bildet (*f*).

Den vierten Furchungstypus habe ich endlich bei Tracheliastes beobachtet. Hier befindet sich im Centrum des in Furchung

begriffenen Eies eine plasmatische, mit einem Kerne versehene Masse, von der sich neue Plasmaanhäufungen abtrennen, welche an die Peripherie gelangen (Fig. 34 und 35). Diese Gebilde richten sich sowohl nach jener Seite des Eies, mit welcher es der äußeren Eiersackhülle zugekehrt ist, wie auch nach den Wandungen hin, mit denen die Eier sich gegenseitig berühren [1]. Einzelnen Bildern nach ist es möglich, dass diese Anhäufungen sich noch vor dem Auftreten an der Peripherie theilen. Im Grunde genommen stellt der Furchungsprocess von Tracheliastes eine Modifikation desjenigen von Lernaea vor, mit dem Unterschiede aber, dass alle sich neu bildenden Plasmaanhäufungen sich nicht als Mikromere differenziren, sondern an der Peripherie des Eies bleiben und sein Blastoderm bilden. Sodann findet eine Zusammenziehung des Blastoderms auf der Bauchseite des Eies statt, mit welcher es im Eisacke nach außen gekehrt ist. Leider standen mir keine weiteren Stadien von Tracheliastes-Eiern zur Verfügung, es ist aber sehr wahrscheinlich, dass Tracheliastes eben so wie Lernaea eine epibolische Gastrulation aufweist.

Danach ist einigen Copepoda parasita eine totale und beinahe äquale Furchung eigen (Chondracanthus gibbosus und merlucci), wogegen den anderen (wie z. B. Ch. triglae, Notopterophorus, Enteropsis dubius und wahrscheinlich mehreren anderen) anfänglich eine totale Furchung, die später zu einer superficiellen wird; den dritten, wie Lernaea und auch wahrscheinlich einer ganzen Reihe von Formen, denen die früheren Forscher eine superficielle Furchung zuschrieben, eine inäquale aber auch totale Furchung, wobei einige von den Mikromeren das Entoderm bilden; den vierten endlich, wie Tracheliastes, eine Furchung, die theilweise der eigentlichen superficiellen Furchung nahe steht, sich aber dadurch von ihr unterscheidet, dass im Eicentrum ein einziger Plasmahof zurückbleibt, welcher dem Makromer des dritten Furchungstypus entspricht und von sich peripherische, Blastoderm bildende, Plasmahöfe abschnürt. Eine totale Furchung, welche zur Bildung einer Coeloblastula führt, ist nach den neueren For-

[1] Diese Erscheinung wäre ganz unerklärlich, wenn das Strömen dieser Gebilde zur Peripherie ausschließlich nur durch oxygenotaxische Eigenschaften derselben bedingt wäre, wie es HERBST (94c, p. 756) vorauszusetzen bereit ist. Denn in diesem Falle müssten ja alle neugebildeten Plasmahöfe zu der äußeren Wand des Eiersackes hinziehen, wo die Oxydationsbedingungen wohl die günstigsten sind.

schungen BRAUER's (92b) auch Branchipus eigen (vgl. auch LUCIFER, 82a).

Was den dritten Typus betrifft, so kann er, wie es schon von PEDASCHENKO bemerkt wurde, mit dem Furchungsprocess von Cirripedia[1] nach NASSONOW (83) analogisirt werden; und wenn man ihn mit den Angaben von GROOM (94b) vergleicht, so fällt es nicht schwer sich zu überzeugen, dass diese Ähnlichkeit auch auf den weiteren Entwicklungsstadien ersichtlich ist, nur mit dem Unterschiede, dass das Centralmakromer bei Lernaea, in Folge der Überfüllung mit Dotter, vollkommen ungefurcht bleibt, wogegen es sich bei den Cirripedien furcht. Von diesem Gesichtspunkte aus nimmt Lernaea eine vermittelnde Stellung zwischen Cirripedien und Tracheliastes ein, bei welchem sich der Eidotter gar nicht furcht.

Ein zweiter Unterschied zwischen diesen Copepoden und den Cirripedien besteht darin, dass bei den letzteren das größere Makromer nicht nur Ektodermelemente, sondern auch Mesodermelemente einschließt, wogegen bei Lernaea die Mesodermelemente in das Blastoderm und nicht in das innere Makromer eingeschlossen sind.

Zum Schlusse will ich noch auf einige Anomalien hinweisen. Da die Eier von Chondracanthus ohne irgend welche Ordnung in dem Eisack liegen, so befinden sie sich, augenscheinlich in höchst verschiedenartigen Druckbedingungen, was auch ziemlich oft Anomalien hervorruft, von denen einige auf Fig. 8, 9 und 10 abgebildet sind. Auf Fig. 8 und 9 sieht man, dass ein großer Theil des Eiplasmas ungefurcht blieb. Auf Fig. 10 ist ein Ei abgebildet, bei welchem die Furchung augenscheinlich ungleichmäßig und unregelmäßig verlief. Wahrscheinlich entwickeln sich diese Eier auf den späteren Stadien nicht weiter. Am meisten erinnern diese Missbildungen an diejenige, welche EISMOND (92a) an den in kleinen Haufen liegenden und durch gegenseitigen Druck in derselben Weise in ihrer Entwicklung gehemmten Eier von Toxopneustes lividus beobachtete. In den Eisäcken von Enteropsis, welche im Aquarium lagen, entwickelte sich nur ein unansehnlicher Theil der Eier, während die meisten in ihrer Entwicklung stehen blieben, obwohl die vom Plasma umgebenen Eikerne am Leben waren und verschiedene Fragmentationserscheinungen darstellten.

---

[1] Und ebenfalls mit demjenigen von Laura Gerardiae Lac. Duth., nach KNIPOWITSCH (92f), und Sacculina, nach VAN BENEDEN (70) und KOSSMANN (KORSCHELT und HEIDER, Lehrb. der vergl. Entwickl. 1890. p. 316).

Keimblätterbildung.

Auf diese Weise erscheint bei den meisten Copepoda parasita als Endresultat der Eifurchung eine Steroblastula mit einem von Eidotter erfüllten und manchmal eine deutliche Eintheilung in pyramidenartige Abschnitte enthaltenden Blastocoel und nur in seltenen Fällen — eine Coeloblastula. Von diesen letzten Fällen wollen wir nun aber ausgehen, da wir hier bei der Anwesenheit einer sehr geringen Quantität des Nahrungsdotters einen ursprünglichen Entwicklungstypus erwarten können.

Bei Chondracanthus merlucci beginnt die Gastrulation mit der Einsenkung zweier mehr oder minder symmetrisch liegender Zellen in das Blastocoel, was an horizontalen Schnitten zu sehen ist (Fig. 14). Mit ihren äußeren Enden ragen diese Zellen an der Peripherie des Eies hervor; diese Enden liegen aber etwas niedriger als das Niveau aller übrigen Zellen, wie das an Frontalschnitten (Fig. 13) zu sehen ist, und diese Vertiefung ist die Blastoporusanlage (*bl*). Sodann senkt sich noch ein Zellenpaar ein, welches vor dem ersten liegt (Fig. 12), und später noch ein folgendes, wobei es manchmal vorkommt, dass der Einsenkung der Zelle der einen Seite die Einsenkung der Zelle der anderen Seite vorausgeht (Fig. 15 und 16); endlich senkt sich noch ein vorn liegendes viertes Zellenpaar ein (Fig. 17). Die inneren Zellen, welche näher dem hinteren Ende liegen, sind größer als die Zellen, welche dem vorderen Ende näher sind. Dieser Unterschied wird auch einige Zeit hindurch im Laufe der folgenden Entwicklung beibehalten (Fig. 22 und 23). An Sagittal- (Fig. 22) und Frontalschnitten (Fig. 21) der vollkommen entwickelten Gastrula von Ch. gibbosus kann man sehen, dass die eingesenkten Zellen dennoch mit ihren Enden hervorragen, und diese Enden bilden den Boden des etwas vergrößerten Grübchens des Blastoporus (*bl*). Darauf senken sich die Zellen ein, welche den Blastoporus von den Seiten und von hinten umgeben, wie es auf Fig. 21, 22 und 23 abgebildet ist. Diese Zellen umgeben in der Gestalt eines unvollständigen Ringes von hinten und von den Seiten die paarweise angeordneten größeren Zellen. Es senken sich, wie es scheint, nicht eine, sondern mehrere von den Zellenreihen ein (Fig. 21), die den Blastoporus umgeben, die Zellen aber der den Centralzellen näheren Reihen senken sich verhältnismäßig tief ein, die Zellen der entfernteren Reihen dagegen auf eine geringere Tiefe, so dass an den Horizontalschnitten (Fig. 23) der von den kleineren Zellen gebildete Ring anfänglich einschichtig erscheint.

Karyokinetische Figuren sind in diesen Zellen eben so wie in den Centralzellen nicht zu bemerken, wogegen die äußeren Gastrulazellen sich ziemlich energisch theilen (Fig. 12). Jedenfalls sind die inneren Gastrulazellen anfänglich streng symmetrisch gelagert (Fig. 22). Die centralen paarweise angeordneten Zellen stellen das Entoderm, der sie umgebende peripherische Ring das Mesoderm dar. Leider war ich nicht im Stande die Entstehung der Genitalzellen bei Chondracanthus aufzuklären. Bei den anderen parasitischen Copepoden entstehen sie ziemlich früh, bei ihnen unterscheiden sie sich aber leicht durch ihren eigenartigen Habitus, bei Chondracanthus dagegen können sie, wenn sie auch vorhanden sind, ihrem Aussehen nach wenigstens an dem konservirten Materiale von den anderen Zellen nicht unterschieden werden.

Während der weiteren Entwicklung wird der Mesodermring zweischichtig (Fig. 24), und endlich in Folge der Zellvermehrung mehrschichtig (Fig. 26); auf dieselbe Weise vermehren sich auch die Entodermzellen (Fig. 25 und 26). Bei dem vollständig entwickelten Nauplius behalten sie eine symmetrische Lagerung; bei der Betrachtung von der Bauchseite oder von der Rückenseite scheinen sie in zwei Längsreihen angeordnet, die aus einer kleinen Anzahl von Zellen gebildet sind, und an den Querschnitten sieht man, dass jede Seite des Naupliusentoderms aus drei bis vier über einander liegenden Zellenreihen besteht. Die Kerne dieser Zellen liegen an ihrem inneren Rande und oft in den Winkeln derselben; ein Unterschied in der Größe der vorderen und der hinteren Zellen ist nicht mehr zu beobachten. Nach der Analogie mit Notopterophorus liegt der Blastoporus hier wahrscheinlich an dem hinteren Körperende.

Den geschilderten Gastrulationsprocess halte ich für den normalen; daneben treten aber auch mehrere durch den gegenseitigen Druck der Eier hervorgerufene Abweichungen auf. Die Natur scheint hier selbst experimentiren zu wollen. Die wichtigste Abweichung, welche bei Chondracanthus merlucci beobachtet wurde, besteht darin, dass anstatt zwei Reihen von Entodermzellen nur eine Reihe sich einsenkte (Fig. 18 und 19). Später theilt sich wahrscheinlich jede Zelle einer solchen an ihrem Ende aus vier Zellen bestehender Reihe in zwei, eine linke und eine rechte Zelle, und es wird dadurch der Unterschied zwischen der normalen und der anormalen Entwicklungsweise ausgeglichen. Diese Abweichung scheint in dem Falle stattzufinden, wenn das Ei von den Seiten zusammengedrückt ist. Indem die Zellen des künftigen Entoderms den Seitendruck er-

leiden, sind sie nicht im Stande, laut dem von O. HERTWIG formulirten Principe, in der Seitenrichtung sich zu theilen. Wenn die Theilung auch stattfindet, so kann sie entweder in der Richtung der künftigen Längsachse des Embryos vor sich gehen, oder die Theilung muss in Stockung gerathen.

Außer dieser Anomalie habe ich noch einen eigenthümlichen Gastrulationsmodus beobachtet, welcher auf Fig. 20 im Sagittalschnitte abgebildet ist. Im Grunde genommen können auch hier große Entodermzellen und hinter ihnen liegende kleinere Mesodermzellen unterschieden werden, die letzteren scheinen hier aber so gelagert zu sein, als ob sie durch die Theilung einiger peripherischer Zellen entstanden sind, und erscheinen von Anfang an in zwei Schichten angeordnet. Im Eicentrum hat sich noch das Blastocoel erhalten (*sc*). Das Ei machte den Eindruck, vollkommen gesund zu sein, es scheint mir aber, dass es doch zu sehr von den normalen Anlagen abweicht, um sich weiter entwickeln zu können.

Somit kann aus diesen Abweichungen geschlossen werden, dass nicht nur die Eifurchung, sondern selbst die Gastrulation der Anlage direkt von den Bedingungen des Druckes abhängig ist, und dass die durch den Druck bedingten Abweichungen scheinbar auch bei vollkommen natürlichen Bedingungen vorkommen und manchmal die weitere Entwicklung in keiner Weise verhindern können.

Ich wende mich nun zur Gastrulation von Notopterophorus (Doropygus) gibber und N. papilio; es sei schon im Voraus bemerkt, dass dieser Process bei den beiden Arten, obgleich sie so weit von einander entfernt sind, vollkommen in derselben Weise verläuft.

Es beginnt auch hier, wie bei Chondracanthus, die Gastrulation damit, dass ein Zellenpaar sich einsenkt. Es ist aber sehr leicht möglich, dass diese Zellen durch Theilung einer einzigen entstanden sind. Sie wachsen in die Breite, indem sie sich von dem Dotter ernähren, und sondern sehr bald an ihrem Vorderende ein Paar kleinere und ebenfalls symmetrisch gelagerte Zellen ab, die sich oberhalb des Blastoderms legen. Fig. 49 stellt einen Sagittalschnitt durch das Ei in diesem Stadium dar: vorn hat sich schon eine Zelle abgetrennt, die hintere aber befindet sich noch im Stadium der Absonderung einer solchen neuen Zelle. Sodann theilt sich auch das vordere Paar (Fig. 55), so dass wir im Ganzen

anfänglich, wie bei Chondracanthus, acht Paar Entodermzellen haben (Fig. 51*a*); dabei sind die vier hinteren Zellen größer und ragen zuerst mit ihren oberen Enden an der Peripherie des Eies hervor, wogegen die inneren Zellgrenzen undeutlich sind, da die Zellen wahrscheinlich Dotterelemente einnehmen (Fig. 51*a* und 52*a*). Wenn die beiden hinteren Paare sich einzusenken beginnen, so ist zwischen ihnen eine Vertiefung (Fig. 50*a* und 52*b*) zu bemerken, von welcher aus nach verschiedenen Seiten Striche abgehen. Diese Vertiefung ist nichts Anderes als der Blastoporus (*bl*), und die Striche stellen wahrscheinlich Falten des zusammengeschrumpften peripherischen Zellenplasmas vor, welche in dicken Schnitten erscheinen. Auf diese Weise besteht die Entodermanlage aus vier Paar Zellen. Außer den Entodermzellen senken sich in den Dotter noch zwei Blastodermzellen ein, welche unmittelbar vor dem zweiten (von vorn nach hinten gezählt) Paare der Entodermzellen liegen. Fig. 51*a* und *b* stellen zwei Sagittalschnitte eines und desselben Eies von Notopterophorus gibber dar: auf der einen Seite befindet sich diese Zelle (*gn*) noch auf der Peripherie, auf der anderen Seite aber (Fig. 51*b*) hat sich die entsprechende Zelle schon in den Dotter eingesenkt; eine solche Verspätung der einen Seite habe ich mehrmals beobachtet, kann aber dennoch nicht sagen, in wie weit diese Erscheinung normal ist. Der Nucleus dieser Zelle ist leicht an seiner Größe und an seinem blasigen Aussehen erkenntlich, das Chromatin ist in ihm an seiner Peripherie gelagert, und in der Höhlung des Nucleus ist ein Nucleolus zu bemerken. Nach der Einsenkung der Zellen in den Dotter sind ihre Kontouren schon sehr undeutlich, und es scheint, dass man vor sich freie Nuclei hat, die auch ihrer bedeutenden Größe halber leicht für Zellen gehalten werden können. Im Laufe der weiteren Entwicklung lagern sich diese Zellen an der Grenze zwischen dem dritten und dem vierten Paare der Entodermzellen (Fig. 52*c* und 55). Sie stellen die Genitalzellen vor und wurden von PEDASCHENKO (93b) bei Lernaea gefunden (Fig. I *gn*, p. 343); er hielt sie anfänglich für Urmesodermzellen, und überzeugte sich später, dass sie in der That Genitalzellen sind. Um nicht auf diese Zellen später wiederum zurückzukehren, will ich hier schon von ihrem weiteren Geschicke einige Worte sagen. Sie können leicht beim Embryo mit abgesondertem Kopf- und Schwanzlappen bemerkt werden, es treten hier aber ihrer schon vier hervor. Bei N. papilio sind sie dabei manchmal ziemlich tief in den Dotter eingesenkt (Fig. 61) und lagern sich

als ein Zellenhaufen nach innen von der Entodermschicht. Später liegen sie an der Rückenfläche des Schwanzlappens, ein Paar links und ein Paar rechts (Fig. 33*c*) zwischen den Mesoderm- und Entodermzellen. PEDASCHENKO konnte an Lernaea verfolgen, wie diese Zellen auf Grund des beständigen Wachsthums an dem hinteren Körperende aller drei Keimblätter allmählich nach vorn verschoben wurden und sich später oberhalb der Bauchganglienanlage kreuzartig lagerten, um nachher an die Seiten des Embryos zu gelangen und dort den Geschlechtsorganen den Ursprung zu geben.

Die Keimblätterbildung bei Enteropsis an der Hand von Schnitten aufzuklären war ich nicht im Stande, aber nach den Präparaten in toto scheint dieser Process auf eine ziemlich ähnliche Weise wie bei Notopterophorus zu verlaufen. Es können wenigstens immer an dem Hinterende größere Entodermzellen und eine sie umgebende Zellenmasse unterschieden werden.

Ich gehe nun zur Bildung des mittleren Keimblattes über, die wiederum bei den beiden untersuchten Formen (N. gibber und papilio) auf eine entschieden ähnliche Weise verläuft. Auf Fig. 53 sind an den Seiten des hinteren Paares der Entodermzellen sich in den Dotter einsenkende kleine Blastodermzellen zu sehen. Fig. 54, welche einen etwas schiefen und die beiden hinteren Paare der Entodermzellen berührenden Frontalschnitt vorstellt, zeigt uns, dass sich in den Dotter nicht nur eine der Entodermanlage näherliegende Zellenreihe einsenkt, sondern jederseits mehrere solche Zellenreihen. Endlich ist auf Fig. 55 zu sehen, dass ein solcher Process auf der Hinterseite der Entodermanlage stattfindet. Mit anderen Worten, das Mesoderm entsteht bei Notopterophorus eben so wie das Mesoderm von Chondracanthus durch Vertiefung der an den Seiten und hinten von der Entodermanlage liegenden Zellen.

Im Laufe der weiteren Entwicklung lagern sich die inneren Keimschichten oberhalb der ektodermalen Verdickung des Schwanztheiles auf folgende Weise: näher zum Hinterende liegen große Entodermzellen, welche ihre symmetrische Anordnung noch behalten haben (Fig. 56*a*), etwas mehr nach vorn zwischen Entoderm und Ektoderm liegen die Mesodermzellen (Fig. 56*b*), und endlich noch weiter nach vorn (Fig. 56*c*) sehen wir nur die Mesodermzellen allein. Noch später (Fig. 57 *b* und *a*) sind die Entodermzellen schon in vier oder mehr Längsreihen gelagert (Fig. 57*b*) und dem Vorderende näher liegen sie schon an den Seiten des Embryos (Fig. 57*a*). Hinten

(Fig. 56 *b*) finden wir auch ziemlich große Mesodermzellen, die ziemlich regelmäßig gelagert sind. Es gelang mir nicht in Folge der Kleinheit des Objekts und dessen Undurchsichtigkeit mit genügender Deutlichkeit die seriale Anordnung der Mesodermzellen im Hintertheile des Embryos festzustellen, jedoch halte ich eine solche Anordnung für sehr wahrscheinlich. Und es scheint mir dies desto eher möglich zu sein, da wir eine seriale Anordnung der Zellen im Entoderm, und, wie wir weiter sehen werden, auch im Ektoderm antreffen.

Es möge noch eine Eigenthümlichkeit in der Anordnung des Mesoderms hier erwähnt werden, nämlich, dass die direkt dem Dotter anliegenden Zellen eine ausgestreckte und plattgedrückte Form annehmen. Auf dieselbe Weise nehmen, wenn bereits die Extremitäten von Nauplius aufgetreten sind, auch die unter ihnen sich anhäufenden großen Mesodermzellen, welche unmittelbar dem Dotter anliegen, eine plattgedrückte, an den Schnitten spindelartige Form an. Manchmal sind diese Zellen unter dem Schwanzlappen in einer ziemlich ununterbrochenen Reihe angeordnet (Fig. 59). Ich bin geneigt in diesen Zellen den Anfang der Differenzirung der Darmmuskelschichten zu sehen. Übrigens könnten in diesem Falle als Kriterien zur Unterscheidung der Darmmuskelschicht von der Hautmuskelschicht die Lage und Form dienen; das letztgenannte Kriterium ist aber nicht besonders sicher, da eine plattgedrückte Form auch die Zellen der Hautmuskelschicht bei gewissen Bedingungen annehmen können. So haben z. B. alle unterhalb des Kopflappens liegenden Mesodermzellen eine solche Form (Fig. 58 und 60), und es ist hier unmöglich zu entscheiden, welche von ihnen zur Darmmuskelschicht, und welche zur Hautmuskelschicht gehören. Dennoch scheint es mir, dass diese plattgedrückten, dem Dotter anliegenden Zellen, welche im Gebiete des Schwanzlappens oberhalb der Extremitätenanlagen und auch auf anderen Stellen liegen, in der That das Material bilden, aus welchem die Darmmuskelschicht sich entwickeln wird. Es beginnt auf diese Weise die Differenzirung des letztgenannten an verschiedenen Punkten und ziemlich früh (vgl. auch Fig. 57 *b*). Wenn eine solche frühzeitige Differenzirung der Darmmuskelschicht sich auch an den anderen niederen Crustaceen bestätigen würde, so wäre es verständlich, warum bei Branchipus z. B. die Segmentirung des Mesoderms, wie von CLAUS (86) gezeigt wurde, sich nur auf den Hautmuskelschlauch erstreckt.

In einem späteren Stadium nimmt das Mesoderm des Schwanz-

lappens die Form zweier kleiner Haufen an, welche näher zur Rückenseite dieses Lappens liegen (Fig. 33 *c*).

Was das weitere Schicksal der Entodermzellen betrifft, so ist es bei dem Notopterophorus und Enteropsis mit demjenigen von Chondracanthus übereinstimmend: sie verzehren nämlich die ganze Dottermasse und lagern sich zur rechten und linken Seite in ziemlich symmetrischen über einander liegenden Reihen, wobei bei Notopterophorus die Zahl der Zellen jeder Reihe vier nicht übersteigt und der Inhalt derselben von einer gelblichgrünen Farbe ist, wie das schon von CANU (92c) in seiner großen Arbeit gezeigt wurde.

Was die Lernaea betrifft, so hat bei ihr PEDASCHENKO eine wirkliche epibolische Gastrulation gefunden, bei welcher sich der Blastoporus an dem hinteren Körperende verschließt, wo von dem Blastoderm auch die Mesodermzellen abgeschieden werden; das Geschick des zuerst einzigen entodermalen Mikromers ist aber ein ganz anderes: sein Kern theilt sich, der Dotter bleibt aber unsegmentirt. Auf dieselbe Weise geschieht auch bei Tracheliastes keine Dotterzerklüftung, wie das von mir in meiner russischen Arbeit beschrieben wurde (89, Taf. IV, Fig. 39—47 N). Wir unterscheiden hier folglich zwei typische Fälle: in einem Falle verzehren die Entodermzellen den Eidotter, in dem anderen vermehren sich die Entodermelemente selbst in dem Eidotter.

Auf Grund der in meiner russischen Arbeit dargelegten Beobachtungen bin ich im Stande zu behaupten, dass bei Enteropsis die großen Dotterzellen nicht unmittelbar in das Mitteldarmepithelium übergehen, sondern dass sich von ihnen zuerst kleine dotterlose, einen Kern enthaltende Plasmaabschnitte abschnüren, welche vor Allem an dem blinden Ende der ektodermalen, dem Ösophagus den Ursprung gebenden Einstülpung erscheinen. Diese Zellen stellen das Mitteldarmepithelium vor. PEDASCHENKO sah eine solche Anlage bei Lernaea, wie am Ösophagus, so auch am Rectum, und wahrscheinlich kann das auch an den anderen Copepoden beobachtet werden. Sodann verbreitet sich die Bildung des Mitteldarmepitheliums auf die ganze Bauchseite und geschieht nur bedeutend später an der Rückenseite, wie das ebenfalls von mir für Tracheliastes und Enteropsis beschrieben wurde (89, Taf. IV, Fig. 23—26, 32—33).

Wenn wir den Gastrulationsprocess von Notopterophorus mit demjenigen von Chondracanthus vergleichen, so erblicken wir einen bedeutenden Unterschied. Es senken sich bei Chondra-

canthus zur Entodermbildung nur zwei Reihen der Blastulazellen ein, obgleich es wohl sehr möglich ist, dass alle diese Zellen von einer oder von zwei Zellen entstanden sind, jedenfalls geschah die Theilung dieser Zellen, wenn sie in der That stattgefunden hat, an der Peripherie der Blastula. Bei Notopterophorus senkt sich nur ein Zellenpaar in den Dotter ein, und erst dort beginnt es sich zu theilen. Im ersten Falle haben wir hier eine Invagination oder einen Fall der Faltenbildung; die zweite Art kann als teloblastische Entwicklungsweise bezeichnet werden. Es ist wohl einleuchtend, dass der erste Fall die primären Verhältnisse aufweist, der zweite aber einen sekundären Charakter trägt, und theilweise durch die Dotteranhäufung, theilweise durch andere unbekannte Ursachen bestimmt wird.

Überhaupt zeigt uns dieses Beispiel auf die überzeugendste Weise, dass, wenn wir neben einander die Entwicklung eines Organs durch Faltenbildung und die Entwicklung desselben Organs durch Theilung einer schon vorher abgesonderten Zelle vor uns haben, so ist der zweite Fall eine spätere Modifikation.

Vergleichen wir die Gastrulation der parasitischen Copepoden mit derjenigen von Cetochilus nach Grobben (81), so bemerken wir auch einen anderen Unterschied: bei Cetochilus entwickelt sich das Mesoderm teloblastisch, wogegen es bei den parasitischen Copepoden, z. B. bei Chondracanthus, durch an den Seiten und hinter der gemeinsamen Gastraleinstülpung liegende Zellen vertreten wird. Den oben angeführten Satz wiederum anwendend, kann man auch hieraus schließen, dass die Entwicklungsweise des Mesoderms bei den parasitischen Copepoden von einem mehr primären Charakter ist als bei den freilebenden.

Bei Cetochilus existirt scheinbar keine frühzeitige Absonderung der Genitalzellen, bei Cyclops aber beschreibt Häcker (92a), dass eine sich früher als alle anderen in das Blastocoel einsenkende Zelle den Urmesoderm- und den Genitalzellen den Anfang giebt. Jedenfalls kann die Entwicklungsweise der Genitalzellen, welche wir bei den Copepoda parasita beobachten, nicht für die primäre gehalten werden: sie stellt eine vollkommen ähnliche teloblastische Modifikation irgend einer anderen Entwicklungsweise vor, wie die Entwicklung des Entoderms bei Notopterophorus oder des Mesoderms bei den freilebenden Copepoden.

Cetochilus hat eine ursprünglichere Entwicklungsweise der Genitalorgane behalten, da sie bei ihm aus der gemeinsamen Mesodermanlage entstehen. Ein weiteres Stadium in der Übertragung der Absonderung der Genitalanlagen stellen die Tardigraden vor, bei denen, wie es ERLANGER (94a) gezeigt hat, die Genitalanlage als ein Vorsprung des Urdarmes erscheint, d. h. dass bei ihnen noch die Entwicklungsweise durch Faltenbildung geblieben ist, die Anlage aber von dem Mesoderm auf das Entoderm übertragen wird; dann folgt Sagitta, bei welcher der Urdarm ebenfalls den Geschlechtsorganen den Ursprung giebt, aber der Faltenbildungsmodus schon durch die Absonderung zweier Zellen, d. h. durch die teloblastische Entwicklungsweise, ersetzt ist; endlich zeigt uns eine ganze Reihe von verschiedenen Formen, unter welche auch die Copepoda parasita gestellt werden müssen, eine Übertragung der Absonderung der Genitalanlage auf ein noch früheres Stadium, nämlich auf das Blastoderm, wobei wiederum die teloblastische Entwicklungsform angewandt wird, d. h. ein Organ wird als zwei, oder überhaupt als wenige Zellen differenzirt.

Wenn wir die Gastrulation der parasitischen Copepoden mit der Gastrulation von Sagitta vergleichen, so können wir die paarweise angeordneten Entodermzellen von Chondracanthus als Zellen, welche den Boden der Gastralhöhlung bilden, ansehen. Die an dem Blastoporus liegenden und dem Mesoderm den Ursprung gebenden Zellen werden dann der Seiten- und der Hinterwand der Gastralhöhle, und die vor dem Blastoporus liegenden Genitalzellen der Vorderwand dieser Höhle entsprechen.

Der Unterschied besteht darin, dass die Gastralhöhle selbst bei den Copepoden nicht ausgesprochen ist, da die Zellen der linken und der rechten Entodermreihe zu dicht sich an einander anschließen; dann, da die Entodermzellen mit ihren Enden an die Peripherie des Eies hervorragen, bilden eigentlich die Mesodermzellen keine Wandungen der Gastralhöhle, sondern legen sich beim Einsenken in den Dotter von Anfang an nach außen von dem Entoderm; endlich differenziren sich die Genitalzellen früher, bevor sie sich in den Dotter einsenken, so dass es scheint, dass sie sich von dem Blastoderm abtrennen. Mit einem Worte, die Gastrula der parasitischen Copepoden kann vollkommen der Gastrula von Sagitta gleichgestellt werden, bei welcher aber die Gastralwandung an der Oberfläche des Eies ausgestreckt liegt, oder, genauer gesagt, noch nicht vollkommen in den Dotter eingesenkt ist.

Die Extremitätenbildung.

An dem Embryo von Notopterophorus gibber kann auf einem gewissen Stadium an dem hinteren Körperende eine Verdickung des Ektoderms (der sogenannte Schwanzlappen [*sl*]), unter welcher sich die Elemente des Mesoderms und des Entoderms (Fig. 39) befinden, beobachtet werden. Später erscheinen an dem Vorderende der Kopflappen zwei seitliche ektodermale Verdickungen (a_2), welche die Anlagen der zweiten Antennen vorstellen (Fig. 40); unter den letztgenannten und unter dem Kopflappen befinden sich nur Elemente des Mesoderms (Fig. 32). Betrachten wir die späteren Stadien an den Schnitten, so bemerken wir, dass die Anlage der zweiten Antennen (a_2 in den Fig. 58, 59, 60 und 33*a*) eine Gruppe hoher cylindrischer Zellen vorstellt, unter welcher sich die Mesodermelemente befinden. Die Anlage der ersten Antennen erscheint zuerst als eine mit dem Kopflappen gemeinsame ektodermale Verdickung und sondert sich von ihr erst später ab (Fig. 58 a_1). Gleich den zweiten Antennen erscheinen auch die Mandibeln als eine selbständige Ektodermverdickung, welche aus einer Gruppe hoher cylindrischer Zellen mit einer unter ihnen sich befindenden Anhäufung von Mesodermzellen besteht (Fig. 33*b*). PEDASCHENKO (an Lernaea) und ich (an Notopterophorus) haben beobachtet, dass die den beiden letzten Naupliusextremitätenpaaren entsprechenden Ganglien als selbständige Ektodermverdickungen entstehen. Einen grundverschiedenen Ursprung haben die Ganglien und die Extremitäten des Metanauplius.

Bei Notopterophorus papilio und gibber können an den Schnittserien durch den Schwanzlappen besonders große Ektodermzellen beobachtet werden. Obgleich es mir an den Präparaten in toto nicht gelungen ist die seriale Anordnung dieser Zellen nachzuweisen, so konnte ich mich doch durch Vergleichung der Schnitte überzeugen, dass eine solche Anordnung in der That vorhanden ist.

In dem hintersten Theile des Embryos finden wir zwei Reihen solcher Zellen (Fig. 56*a* und 57*b*) und weiter nach vorn deren vier (Fig. 56*b* und 58). An den späteren Stadien sind diese Zellen der rechten und der linken Seite durch zwei Reihen kleiner ektodermaler Zellen getrennt (Fig. 58, 59 und 60).

Eine seriale Anordnung kommt wahrscheinlich auch den anderen Ektodermzellen des Schwanzlappens zu, jedoch bei der gemeinsamen Ähnlichkeit aller übrigen Zellen kann sie an den Schnitten nicht festgestellt werden, und die kleinen Dimensionen des Objekts

und dessen Undurchsichtigkeit erlauben es nicht, sie an den Embryonen in toto zu beobachten.

Ein recht bedeutender Unterschied zwischen den beschriebenen Zellen und den typischen Teloblasten (vgl. Mysis und Gammarus nach Bergh [93]) besteht darin, dass sie nicht vor einer am Ende der betreffenden Reihe sich befindenden Zelle liegen, sondern selbst kurze Längsreihen bilden; es ist aber möglich, dass jede Reihe durch Theilung einer einzigen Zelle entsteht. Jedenfalls ist klar, dass diese und vielleicht auch die ihnen anliegenden Ektodermzellen später das Material zur Bildung der Elemente der Bauchganglienkette liefern. Nach einer sehr kurzen Zeit aber können schon diese Zellen nicht mehr unterschieden werden.

Wenden wir uns nun zum Nauplius von Notopterophorus gibber, so finden wir an seinem Hinterende (Fig. 41) eine aus zwei mittleren (*n*) und zwei seitlichen (*px*) Abschnitten bestehende Ektodermverdickung (*pxn*). Bei einem älteren Nauplius (Fig. 42*a* und *b*) sieht man, dass diese Verdickung ein Ausgangspunkt zur Bildung des Materials, aus welchem die Extremitäten und die Ganglien aufgebaut werden, vorstellt. Zwei mittleren Abschnitten (*n*) liegt das hintere, d. h. das allerjüngste Ganglienpaar der Nervenkette, und den seitlichen Abschnitten (*p*) — das hintere, d. h. das allerjüngste Extremitätenpaar von Metanauplius, an. Außerdem bleibt aber noch ein peripherischer Abschnitt (*x*) der Seitenlappen von unbekannter Bedeutung übrig. Dabei muss noch bemerkt werden, dass von den beiden Maxillipedespaaren, wie es Pedaschenko bei Lernaea gefunden hat, bei Notopterophorus jedes ein entsprechendes Ganglienpaar besitzt. Diese Beziehungen werden auch an den Nauplien von Chondracanthus und Notopterophorus bestätigt. Auf Horizontalschnitten (Fig. 29) sieht man, dass die Zellen der in Bildung begriffenen Ganglien in streng regelrechten Quer- und Längsreihen angeordnet sind. Die Zahl der Querreihen ist, wie auch bei Mysis, scheinbar unbeständig; es sind deren jedenfalls nicht weniger als fünf vorhanden. Eine solche Reihenanordnung deutet darauf hin, dass die Zellen, von welchen diese Ganglien entstehen, auch in Querreihen angeordnet sind. Desshalb scheint es mir auch, dass die Ganglienbildungszellen die Nachkommen jener Ektodermzellen sind, deren reihenweise Anordnung wir an den früheren Stadien vorausgesetzt haben. Wenden wir uns nun zu den Quer- (resp. Horizontal-) Schnitten durch den Schwanzlappen des Nauplius von Chondracanthus (Fig. 27), so sehen wir Folgendes: mehr nach vorn (Fig. 27 *a* und *b*)

sind die Ganglien schon ganz ausgebildet, liegen aber dicht der Schicht der Nervenbildungszellen an; die Ganglienzellen bilden säulenartige Anhäufungen, welche etwas zur Außenseite geneigt liegen. Über einer jeden Nervenbildungszelle befindet sich das ihr entsprechende Säulchen der Ganglienzellen. Die Nervenbildungszellen und deren Kerne, so wie auch die jungen Ganglienzellen mit ihren Kernen färben sich schwächer, als das Plasma und die Kerne der älteren Ganglienzellen. Nach der Abtrennung des Ganglions bilden sich die Nervenbildungszellen zu einfachen Epithelialzellen um, wie das BERGH bei Mysis beschrieben hat.

Von der Ganglienanlage aus näher zur Peripherie findet sich eine andere Ektodermverdickung, welche aus vollkommen gleichen, hohen cylindrischen Zellen besteht (*p*); diese Verdickung ist nichts Anderes als die zukünftige Extremität. Etwas weiter nach hinten (Fig. 27 *c*) sehen wir dasselbe Bild, nur mit dem Unterschiede, dass von der Extremitätenanlage (*p*) aus näher zur Peripherie noch eine Ektodermverdickung (*x*) aus hohen, cylindrischen Zellen liegt, deren weiteres Schicksal mir zur Zeit noch räthselhaft ist. Noch weiter nach hinten (Fig. 27 *d*) ist die Extremität noch vollkommen unabgesondert von der erwähnten Seitenverdickung, und wir finden hier eine gemeinsame Verdickung (*px*); die Ganglien selbst (*N*) sind kaum von der Seitenverdickung abgetrennt. Die Längsschnitte (Fig. 28) zeigen uns auch eine allmähliche Absonderung der Ganglien von den Nervenbildungszellen und säulenartige Anordnung der Ganglienzellen.

Es wäre noch eine Thatsache zu erwähnen; nämlich im Bereiche der Extremitätenanlage sondern sich auch an dem inneren Ende der hohen cylindrischen Zellen, aus welchen die Anlage besteht, Zellen mit energisch sich färbenden Kernen ab; was sie aber für eine Bedeutung haben, d. h. ob sie z. B. an der Bildung des peripherischen Nervensystems Theil nehmen oder nicht, vermag ich zur Zeit noch nicht zu sagen.

Auf diese Weise sind die Extremitäten des Metanauplius an dem Körper des Embryo nicht nur ganz anders gelagert, im Vergleiche zu dem Nauplius, da die letzteren, wie das schon längst bekannt ist, sich an den Seiten des Embryo befinden, wogegen die ersteren an der Bauchseite liegen, sondern sie unterscheiden sich auch durch ihren Entwicklungsmodus: die Extremitäten des Nauplius, die ersten Antennen ausgenommen, entstehen als selbständige Verdickungen, die Extremitäten des Metanauplius dagegen sondern sich von der mit

der Nervensystemanlage gemeinsamen Ektodermverdickung ab, welche wahrscheinlich dem auf Kosten der Teloblasten bei den anderen Crustaceen sich entwickelnden Körperabschnitte entspricht.

Die Abhängigkeit der Extremitätenanlage des Metanauplius von dem Nervensystem, welche dadurch zum Vorschein kommt, dass beide auf einem gewissen Stadium als eine gemeinsame Ektodermverdickung erscheinen, ferner die Zusammensetzung der Anlage aus hohen cylindrischen Zellen, nähern die anfängliche Entwicklung der hinteren Extremitäten der Entstehung der Sinnesorgane. Die Verschiedenheit in dem Entwicklungsmodus der Extremitäten von Nauplius und von Metanauplius ist augenscheinlich eine sekundär erworbene Eigenthümlichkeit, welche wohl kaum als ein Hinweis auf ihre morphologische Verschiedenheit gedeutet werden kann. Die zweiten Antennen und die Mandibeln entstehen, obwohl sie vollkommen unabhängig von den entsprechenden Ganglien erscheinen, dennoch als Gruppen von hohen cylindrischen Zellen. Die ersten Antennen entstehen zuerst als eine gemeinsame Verdickung zugleich mit dem Kopfganglion, da der Kopflappen einerseits den ersten Antennen, andererseits dem Kopfganglion den Ursprung giebt. Es scheint mir die Annahme sehr wahrscheinlich zu sein, dass die Extremitäten der Arthropoden-Vorfahren überhaupt modificirte Sinnesorgane vorstellten, die anfänglich metamer nach außen von der Nervenkette gelagert waren. Zur Entscheidung dieser Frage ist selbstverständlich eine genaue Untersuchung der Extremitätenentwicklung bei den anderen Arthropoden erforderlich. Es ist möglich, dass die Isopoden einen ähnlichen Modus der Extremitätenbildung besitzen (vgl. McMurrich [95], Taf. IX, Fig. 65).

St. Petersburg, im December 1895.

Litteraturverzeichnis.

70a. Ed. van Beneden, Rech. sur l'embryogénie des Crustacées. III, IV. Bull. de l'Acad. de Belgique 1870.

70b. Ed. van Beneden, Rech. sur la composition et la signification de l'oeuf. Mém. des savants étrangers publ. par l'Acad. de Belgique 1870.

70c. Ed. van Beneden et Em. Bessels, Mém. sur la formation du Blastoderme chez les Amphipodes, les Lernéens et les Copepodes. Mém. des savants étrangers publiés par l'Acad. de Belgique. XXXIV. 1870.

79. C. GROBBEN, Die Entwicklung der Moina rectirostris. CLAUS' Arbeiten. 1879.
81. C. GROBBEN, Die Entwicklung von Cetochilus septentrionalis Goodsir. CLAUS' Arbeiten. 1881.
82 a. W. K. BROOKS, Lucifer, a study in Morphology. Philos. Trans. Roy. Soc. London. Vol. CLXXIII. 1882.
82 b. J. FRIČ, Note préliminaire sur l'ontogenie de nos Copépodes d'eau douce. Zool. Anz. Nr. 121. p. 498—503. 1882.
82 c. GIESBRECHT, Beiträge zur Kenntnis einiger Notodelphyiden. Mittheil. aus der Zool. Station zu Neapel. III. 1882.
83. N. NASSONOFF, Über Entwicklung der Crustaceen Balanus und Arthemia. Nachrichten der Ges. der Freunde der Naturwiss. Moskau. XLIII. 1883. (Russisch.)
86. C. CLAUS, Untersuchungen über Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia. CLAUS' Arbeiten. VI. 1886.
89. W. SCHIMKEWITSCH, Observation sur la faune de la mer Blanche. Trav. de la Soc. Nat. de St. Pétersbourg. XX. 1889. (Russisch.)
92 a. J. EISMOND, Compte-rendu sur le voyage scientifique à l'étranger en 1891. 1892. (Russisch.)
92 b. AUG. BRAUER, Über das Ei von Branchipus Grubei Dyb. von der Bildung bis zur Ablage. Abh. Akad. Berlin. Anhang 1892.
92 c. E. CANU, Les Copépodes du Boulonnais. Trav. du Laborat. de zool. maritime de Wimereux-Ambleteuse. T. VI. 1892.
92 d. V. HÄCKER, Die Kerntheilungsvorgänge bei der Mesoderm- und Entodermbildung von Cyclops. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIX. 1892.
92 e. V. HÄCKER, Die Eibildung bei Cyclops und Canthocampus. Zool. Jahrb. Morph. Abth. Bd. V. 1892.
92 f. N. KNIPOWITSCH, Beiträge zur Kenntnis der Gruppe Ascothoracidae. Trav. du laborat. Zootomique de l'Univ. de St. Pétersbourg. 1892.
93 a. R. S. BERGH, Beiträge zur Embryologie der Crustaceen. I. und II. Zool. Jahrb. Morphol. Abth. Bd. VI u. VII. 1893.
93 b. D. PEDASCHENKO, Sur la segmentation de l'oeuf et la formation des feuillets embryonnaires chez la Lernaea branchialis L. Rev. des Sc. Nat. St. Pétersbourg. IV. 1893.
94 a. R. v. ERLANGER, Zur Morphologie und Embryologie eines Tardigraden (Macrobiotus macronyx). Biol. Centralbl. XIV. 1894.
94 b. TH. GROOM, On the Early Development of Cirripedia. Philos. Trans. 1894.
94 c. C. HERBST, Über die Bedeutung der Reizphysiologie für kausale Auffassung von Vorgängen in der thierischen Ontogenese. Biol. Centralbl. XIV. 1894.
95. J. P. MCMURRICH, Embryology of Isopod Crustacea. Journ. of Morph. Vol. XI. May 1895.

Erklärung der Abbildungen.

Die meisten Zeichnungen sind mittels des LEITZ'schen Zeichenoculares und mit dem Obj. 5 und 8 LEITZ angefertigt worden; Fig. 1 und 4 mit der 1/12 hom. Immers. LEITZ. Fig. 1—4, 8—10, 21—29 beziehen sich auf Chondracanthus gibbosus, Fig. 5—7, 11—20 auf Ch. merlucci, Fig. 30—32, 56 und 61 auf Notopterophorus papilio, Fig. 33, 39—42, 47—55, 57—60 auf Notopt. gibber, Fig. 43 auf Notopt. sp. (aus Ciona intestinalis) und Fig. 44 bis 46 auf Notopt. sp. (Ascidia sanguinolenta, aus Roscoff), Fig. 34—35 auf Tracheliastes sp., Fig. 36—38 auf Enteropsis dubius.

Buchstabenerklärung.

a_1, erstes Antennenpaar;
a_2, zweites Antennenpaar;
bl, Blastoporus;
ect, große Ektodermzellen;
end, Entoderm;
gn, Genitalzellen;
kl, Kopflappen;
md, Mandibeln;
msd, Mesoderm;
mx, Maxillen;
mxp_1, erstes Kieferfußpaar;
mxp_2, zweites Kieferfußpaar;
N, Bauchganglienanlage;
n, medianer Abschnitt der caudalen Ektodermverdickung der Bauchganglienkette entsprechend;
p, Anlage der Extremitäten und laterale Abschnitte derselben Ektodermverdickung den Extremitätenanlagen entsprechend;
p_1—p_3, thorakale Extremitäten;
px, laterale Abschnitte der caudalen Ektodermverdickung;
pxn, caudale Ektodermverdickung im Ganzen;
sc, Furchungshöhle;
sl, Schwanzlappen;
x, Randabschnitte der caudalen Ektodermverdickung von unbestimmter Bedeutung.

Tafel XIV.

Fig. 1. Theil eines Schnittes durch das Ei von Chondracanthus gibbosus. Man sieht den kleineren männlichen Pronucleus und den größeren weiblichen; links das Centrosoma.

Fig. 2. Theil eines Schnittes durch das Ei von Chondracanthus gibbosus. Der sichelförmige männliche Pronucleus umfasst den weiblichen; links das Centrosoma.

Fig. 3. Theil eines Schnittes durch das Ei von Chondracanthus gibbosus. Der männliche Pronucleus hat sich ein wenig vergrößert.

Fig. 4. Theil eines der zwei Blastomeren von Chondracanthus gibbosus vor der nachfolgenden Theilung; der männliche und weibliche Pronucleus sind von gleicher Größe, aber noch nicht mit einander verschmolzen; das Centrosoma ist in Theilung begriffen.

Fig. 5. Ei von Chondracanthus merlucci nach der Zweitheilung.

Fig. 6. Ei von Chondracanthus merlucci im achtzelligen Stadium.

Fig. 7. Vertikaler Schnitt durch das Ei von Chondracanthus merlucci im achtzelligen Stadium.

Fig. 8, 9, 10. Schnitte durch abnorm segmentirte Eier von Chondracanthus gibbosus.

Fig. 11. Blastulastadium von Chondracanthus merlucci.

Fig. 12. Gastrulastadium von Chondracanthus merlucci im Sagittalschnitte.

Fig. 13. Gastrulastadium von Chondracanthus merlucci im Frontalschnitte.

Fig. 14, 15, 16, 17. Vier verschiedene Gastrulastadien von Chodracanthus merlucci im Horizontalschnitte.

Fig. 18, 19. Zwei verschiedene abnorme Gastrulastadien von Chondracanthus merlucci im Horizontalschnitte.

Fig. 20. Abnormes Gastrulastadium von Chondracanthus merlucci im schrägen Sagittalschnitte.

Fig. 21. Gastrulastadium von Chondracanthus gibbosus; Beginn der Mesodermbildung; Frontalschnitt.

Fig. 22. Gastrulastadium von Chondracanthus gibbosus; Beginn der Mesodermbildung; Sagittalschnitt.

Fig. 23. Gastrulastadium von Chondracanthus gibbosus; Beginn der Mesodermbildung; Horizontalschnitt.

Fig. 24. Gastrulastadium von Chondracanthus gibbosus mit weiter entwickeltem Mesoderm; Horizontalschnitt.

Fig. 25, 26. Embryonen von Chondracanthus gibbosus nach der Keimblätterbildung; Querschnitt.

Fig. 27 *a*, *b*, *c*, *d*. Vier auf einander folgende Querschnitte (aus verschiedenen Serien) durch den hinteren Abschnitt der Bauchwand des Metanauplius von Chondracanthus gibbosus.

Fig. 28. Längsschnitt durch den hinteren Abschnitt der Bauchwand von Metanauplius von Chondracanthus gibbosus. *V*, vorn; *H*, hinten.

Fig. 29. Horizontalschnitt durch den ventralen Theil des Metanauplius von Chondracanthus gibbosus.

Fig. 30, 31. Zwei Horizontalschnitte durch Embryonen von Notopterophorus papilio vor der Extremitätenbildung.

Fig. 32. Horizontalschnitt durch einen Embryo von Notopterophorus papilio mit den Antennenanlagen.

Tafel XV.

Fig. 33 *a*, *b*, *c*. Drei Querschnitte durch einen Embryo von Notopterophorus gibber mit den Anlagen der Naupliusextremitäten. *a*, auf dem Niveau des zweiten Antennenpaares; *b*, auf dem Niveau der Mandibeln; *c*, im Bereiche des Schwanzlappens.

Fig. 34. Eiersack von Tracheliastes sp. im Querschnitte (kombinirte Darstellung). Eier während der Furchung.

Fig. 35. Ei von Tracheliastes sp. während der Furchung. Der Schnitt ist der Eiersackwand tangential geführt.

Fig. 36, 37, 38. Drei Furchungsstadien von Enteropsis dubius im Durchschnitte.

Fig. 39—42. Embryonen von Notopterophorus gibber in toto. Fig. 39 *a*. Vor der Extremitätenbildung von der Rückenseite gesehen. Fig. 39 *b*. Dasselbe Stadium von der Bauchseite.

Fig. 40. Embryo von Notopterophorus gibber mit den Anlagen der Antennen.

Fig. 41. Naupliusstadium von Notopterophorus gibber von der Bauchseite.

Fig. 42 *a* u. *b*. Metanauplius von Notopterophorus gibber von der Bauchseite.

Fig. 43. Nauplius von Notopterophorus sp. (aus Ciona intestinalis) von der Rückenseite, nach einem lebenden Exemplare gezeichnet; die dunkler gefärbten Flecken bezeichnen Anhäufungen von orangegelbem Pigmente.

Fig. 44—46. Eier von Notopterophorus sp. (aus Ascidia sanguinolenta). Fig. 44, Horizontalschnitt des vierzelligen Stadiums; Fig. 45, Vertikalschnitt desselben Stadiums; Fig. 46, Horizontalschnitt des achtzelligen Stadiums mit einer kleinen Dotteranhäufung in der Furchungshöhle.

Fig. 47 u. 48. Weitere Furchungsstadien von Notopterophorus gibber im Durchschnitte.

Fig. 49 u. 50. Zwei Sagittalschnitte zweier Gastrulastadien von Notopterophorus gibber zu Anfang der Differenzirung von Genitalzellen.

Fig. 51 *a* u. *b*. Zwei Sagittalschnitte ein und desselben Gastrulastadiums von Notopterophorus gibber zu Anfang der Differenzirung von Genitalzellen.

Fig. 52 *a*, *b*, *c*. Drei Frontalschnitte ein und desselben Gastrulastadiums von Notopterophorus gibber. *a*, auf dem Niveau des hinteren Entodermzellenpaares; *b*, auf dem Niveau des Blastoporus; *c*, auf dem Niveau der Genitalzellen.

Tafel XVI.

Fig. 53 u. 54. Zwei Frontalschnitte durch das Ei von Notopterophorus gibber beim Beginn der Mesodermbildung. Der Schnitt Fig. 54 ist schräg geführt.

Fig. 55. Sagittalschnitt durch das Ei von Notopterophorus gibber beim Beginn der Mesodermbildung.

Fig. 56 *a*, *b*, *c*. Drei Querschnitte ein und desselben Embryos von Notopterophorus papilio nach der Keimblätterbildung. *a*, weiter nach hinten; *c*, weiter nach vorn.

Fig. 57 *a* u. *b*. Zwei Querschnitte durch den Embryo von Notopterophorus gibber nach der Keimblätterbildung. *b*, weiter nach hinten.

Fig. 58. Horizontalschnitt durch den Embryo von Notopterophorus gibber mit Antennenanlagen.

Fig. 59 u. 60. Zwei Horizontalschnitte durch zwei Embryonen von Notopterophorus gibber mit den Anlagen der Antennen beim Beginn der Absonderung der Darmfaserschicht des Mesoderms. Fig. 59 mehr dorsal als Fig. 60.

Fig. 61. Schräger Längsschnitt durch den Embryo von Notopterophorus papilio vor der Extremitätenbildung.

Über phagocytäre Organe und Chloragogenzellen der Oligochäten.

Von

Guido Schneider.

Mit Tafel XVII—XIX.

(Aus dem zool. Laboratorium der kaiserl. Akademie der Wissenschaften zu St. Petersburg.)

Einleitung.

Fast gleichzeitig ist in der Entwicklung der vergleichenden Embryologie und der vergleichenden Anatomie der Thiere ein großer Fortschritt durch Einführung des Experimentes an lebendem Material zu verzeichnen. Dem zeitraubenden Theoretisiren auf Grund rein anatomischer Ergebnisse wird hierdurch ein Ziel gesetzt und dem Forscher die Möglichkeit gegeben, sich von der Funktion einzelner Zellen und Zellgruppen durch ihr Verhalten gegen bestimmte Reagentien Aufklärung zu verschaffen.

So wurde ein Gebiet, welches bisher noch in vollkommenes Dunkel gehüllt war — das Lymphsystem und die Phagocyten — von den großen Forschern unserer Zeit, METSCHNIKOFF und KOWALEVSKY, der Untersuchung zugänglich gemacht und in den Vordergrund des Interesses gezogen.

Die scheinbar einfache Methode, welche von beiden Gelehrten zu großer Vollkommenheit entwickelt worden ist, und die man die Methode der physiologischen Injektionen nennen kann, erfordert für das Erste noch große Übung und Umsicht, da sie gerade durch ihre scheinbare Einfachheit am leichtesten zu übereilten Schlüssen führen und falsche Bilder vorspiegeln kann. Daher wagte ich mich nur im Vertrauen auf die weitgehende liebenswürdige Unterstützung meines hochverehrten Lehrers, des Akademikers A. KOWALEVSKY, an

das vorliegende Thema, welches von ihm bereits in Angriff genommen worden war, aber wegen dringenderer Arbeiten nicht zu Ende geführt wurde.

Mit dem Thema übergab mir Herr A. KOWALEVSKY auch das von ihm selbst gesammelte Material, bestehend aus fertigen mikroskopischen Präparaten von Lumbricus und Euaxes, einigen injicirten Exemplaren von Lumbricus und einer schönen Kollektion injicirter und konservirter Exemplare von Euaxes, und gestattete mir, die von ihm entdeckten und zum Theil bereits kurz beschriebenen Thatsachen nach seinen Präparaten genauer zu schildern und der Vollständigkeit wegen in meiner Schrift zu publiciren. Das Nähere findet sich weiter unten in den entsprechenden Kapiteln; hier sei mir gestattet, Herrn Akademiker KOWALEVSKY für die mir bewiesene Güte herzlich zu danken.

Meine Untersuchungen begannen im Februar des Jahres 1895 im neu gegründeten zoologischen Laboratorium der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu St. Petersburg, und schon nach wenigen Injektionen gelang es mir, eine Anzahl von phagocytären Organen festzustellen, die in einer vorläufigen Mittheilung kurz beschrieben wurden[1]. In den Sommermonaten Mai bis August wurde die Arbeit wegen einer Reise zu wissenschaftlichen Zwecken an das Weiße Meer unterbrochen, und im September wieder fortgesetzt.

Im Ganzen habe ich (inklusive Euaxes, von dem ich selbst kein Material zu sammeln brauchte) sechs Gattungen mit zehn Arten untersuchen können. Nämlich drei Arten Perichaeta, eine Art Dendrobaena, zwei Arten Allolobophora, zwei Arten Lumbricus, eine Art Euaxes und eine Art Archienchytraeus.

Zur Anwendung gelangten die bereits bekannten Untersuchungsmethoden von A. KOWALEVSKY.

Für Anfertigung der photographischen Abbildungen Fig. 21—24 bin ich Frau Dr. LYDIA SCHEWIAKOFF zu vielem Danke verpflichtet.

Perichaeta.

Während es bis vor Kurzem noch fast unmöglich war, ohne Vergleichsmaterial aus Museen ein Exemplar der Gattung Perichaeta von unbekanntem Fundort näher zu bestimmen, so wird diese Arbeit

[1] Les Glandes lymphatiques des Lombriciniens (Communication préliminaire). Bulletin de l'Academie Imp. des Sciences de St. Pétersbourg. V. Sér. T. II. No. 4. 1895.

durch das kürzlich erschienene verdienstvolle Werk von F. E. BEDDARD, A Monograph of the Order of Oligochaeta (Oxford, Clarendon Press 1895) wesentlich erleichtert. Absolute Sicherheit gewähren aber die von BEDDARD gegebenen Speciesdiagnosen doch noch nicht, weil viele Perichäten noch ganz ungenügend beschrieben sind, und weil die Regenwürmer überhaupt in ihren systematisch verwertheten Merkmalen eine große Variabilität zeigen[1].

Die drei von mir in dem Gewächshause der St. Petersburger Universität gefundenen Perichätenarten lassen sich am besten mit Perichaeta indica Horst[2], Perichaeta dyeri Beddard[3] und Perichaeta barbadensis Beddard[3] identificiren. Alle drei sind schon früher in Gewächshäusern beobachtet worden, und wie meist, so war auch hier Perichaeta indica am zahlreichsten vertreten. Weniger oft fand ich Perichaeta barbadensis, und Perichaeta dyeri zeigte sich nur in wenigen Exemplaren. Obgleich Perichaeta indica eine von den gemeinsten und am weitesten verbreiteten Arten ist, (oder besser gesagt desshalb) ist ihre Diagnose noch nicht genau festgestellt. Die letzte stammt von BEDDARD und lautet: »Length. 150 mm; number of segments, 100. Clitellum, XIV—XVI, without setae. Setae, 42—48 per segment, those on ventral side in anterior segments being much larger than the others. Dorsal pores commence XII/XIII. Genital papillae on VI, VII, VIII near to orifices of spermathecae. Spermathecae, four pairs in VI—IX, with tubular diverticulum. Spermiducal glands. Hab.: India; Java; Sumatra; South America; Azores; New Caledonia; Europe[4].« Bei der Verbreitung dieses Regenwurmes über alle Erdtheile kann es uns nicht wundern, wenn die Beschreibungen einzelner Exemplare aus verschiedenen Gegenden nicht genau mit einander stimmen. So nennt z. B. BEDDARD selbst das Diverticulum am Receptaculum seminis »tubular«, in der Abbildung (Taf. I, Fig. 1) ist es aber deutlich perlschnurförmig dargestellt, genau so, wie ich es an meinen Exemplaren beobachtet habe; HORST (l. c.) bildet dagegen ein sackförmiges spitzes Diverticulum ab, welches auf einem langen Stiele sitzt. In den meisten Fällen findet man zwei Paar Genitalpapillen in der

---

[1] Vgl. T. H. MORGAN. A Study of Metamerism. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXXVII. p. 395—478. 1895.

[2] Über eine Perichaeta von Java. Niederländisches Archiv für Zoologie. Bd. IV. 1877—1878.

[3] On some Species of the Genus Perichaeta. Proc. Zool. Soc. London 1892.

[4] A Monograph of the order of Oligochaeta. Oxford 1895. p. 427.

Gegend, wo die Vasa deferentia münden; zwei Papillen vor und zwei hinter den Ausmündungen. Oft aber fehlt die eine oder andere Papille und zuweilen alle, wie bei den Exemplaren, welche HORST beschreibt.

Perichaeta dyeri[1], welche in Westafrika und Mittelamerika zu Hause ist, unterscheidet sich von Perichaeta indica durch geringere Größe und dunklere Färbung. Die Lage des Clitellum und der Receptacula seminis ist dieselbe, wie bei der vorigen Art; auch die Zahl der Borsten in den mittleren Segmenten unterscheidet sich nicht von der bei Perichaeta indica. Die Diverticula an den Receptacula seminis sind bei Perichaeta dyeri enge Schläuche, von denen jeder am Ende ein spitzes Säckchen trägt. Über die Genitalpapillen schreibt BEDDARD: »Two pairs of genital papillae; one pair in front and a little to inside of male pore; the other occupies a similar position behind the male pore.« Ich habe bei meinen drei Exemplaren nur das hintere Paar dieser Genitalpapillen beobachten können, dafür aber sehr wohl ausgebildete kleine Papillen medialwärts und hinter den Poren der Receptacula seminis, wie sie von BEDDARD wohl für Perichaeta indica, nicht aber für Perichaeta dyeri angegeben werden. In Bezug auf die Genitalpapillen bei der Mündung der Vasa deferentia schreibt BEDDARD: »I have examined a large number of examples of this species. This examination has shown that the characters of the papillae are not always absolutely distinctive of the species; in a good number only one pair (the posterior pair) were present.« Alle diese bisher erwähnten Merkmale unterscheiden sich, wie man sieht, nicht sonderlich von denen, welche Perichaeta indica charakterisiren. Trotzdem halte ich beide für getrennte Species und zwar auf Grund des äußeren Habitus und der Vertheilung der Lymphdrüsen. Letztere reichen, wie wir unten sehen werden, bei Perichaeta dyeri um neun Segmente weiter nach vorn, als bei Perichaeta indica.

Die dritte von mir untersuchte Species lässt sich nach der Lage der Receptacula seminis im sechsten und siebenten Segment, des Clitellum: Segment 14—16, ferner nach der lateralen Ausmündung der Vasa deferentia in der horizontalen Achse des Körpers und der ganz unregelmäßigen Anordnung der Genitalpapillen ganz gut mit Perichaeta barbadensis[2] identificiren, wenn auch diese Species,

---

[1] l. c. und A Monograph of the order of Oligochaeta. Oxford 1895. p. 411.
[2] l. c.

welche nach BEDDARD aus Barbados stammt, ziemlich mangelhaft beschrieben ist.

Von diesen drei Arten sind nur bei Perichaeta indica und dyeri von BEDDARD Organe beschrieben worden, die sich nach meinen Untersuchungen als phagocytär erwiesen und von mir in einer vorläufigen Mittheilung[1] Lymphdrüsen benannt wurden. BEDDARD nennt diese Organe septal glands und beschreibt sie im Monograph of the order of Oligochaeta folgendermaßen: »In certain Perichaetidae there are a series of minute paired whitish bodies lying one on either side of the dorsal vessel in the middle region of the body, and springing from the septa (in Perichaeta indica) or from the dorsal vessel itself (Perichaeta dyeri). These bodies are quite solid, consisting of a mass of cells surrounding a few muscular fibres.« In seiner ersten Beschreibung von Perichaeta dyeri (l. c.) sagt er: »They appear, however, to arise rather from the dorsal vessel than from the septum; each gland is somewhat pear-shaped, with a narrow stalk which approaches that of its fellow.« Im Allgemeinen hat BEDDARD die histologische Struktur der in Rede stehenden Gebilde ziemlich richtig erkannt; über die Art ihrer Anheftung aber und über ihre Verbreitung im Körper der Perichaeten bin ich zu anderen Resultaten gelangt.

Injicirt man Perichaeta indica ungelöstes Karmin in Wasser suspendirt in die Leibeshöhle, so sieht man schon nach einigen Stunden an lebenden Exemplaren rechts und links von der dorsalen Mittellinie in einer Reihe von Segmenten rothe Körper durch die Leibeswand durchschimmern. Öffnet man ein solches Exemplar, indem man es ein wenig seitlich von der dorsalen Mittellinie aufschneidet, so erhält man ein Bild, wie es in Fig. 1 dargestellt ist. Vom 26. Segmente bis nach hinten sieht man in jedem Segmente rechts und links vom dorsalen Blutgefäße ein Organ liegen, welches sich durch Resorption des eingespritzten Karminpulvers roth gefärbt hat. Die Gestalt dieser Organe ist ellipsoidal, dorsoventral abgeplattet, und sie erreichen eine Größe von 0,75 mm im Durchmesser. Sie liegen stets in der hinteren Hälfte der Segmente und man kann leicht mit bloßem Auge konstatiren, dass sie an der Vorderseite der Dissepimente befestigt sind. Über dem dorsalen Blutgefäße sind sie häufig mit einander durch phagocytäres Gewebe verbunden.

Bei Perichaeta barbadensis stimmen die Lymphdrüsen (als

[1] l. c.

solche fasse ich die soeben geschilderten phagocytären Organe auf) in jeder Hinsicht mit denen von Perichaeta indica überein.

Bei Perichaeta dyeri aber erstrecken sie sich weiter nach vorn über das Segment hinaus, in welchem die für das Genus Perichaeta charakteristischen zwei seitlichen Blindsäcke vom Darme entspringen, bis in das 17. Segment.

Dass die Lymphdrüsen von Perichaeta dyeri nicht, wie bei den anderen Species an den Dissepimenten, sondern am dorsalen Blutgefäße befestigt sind, wie Beddard beschreibt, habe ich nicht finden können. Den Grund, wesshalb es oft so scheinen kann, als säßen sie dem Blutgefäße direkt auf, werden wir weiter unten sehen. Dass ferner Beddard die »septal glands« bei seinen Exemplaren von Perichaeta dyeri nur bis in das 28. Segment nach vorn verfolgen konnte, ist für mich kein Grund, ihre Identität mit der von mir untersuchten Species zu bezweifeln, weil nämlich die vordersten Lymphdrüsen recht klein sind und ohne Färbung durch Resorption eines Farbstoffes sehr leicht übersehen werden können.

In den letzten zwei bis drei Segmenten fungiren die Lymphdrüsen in der Regel bei keiner Species als phagocytäre Organe, obwohl sie in der Anlage bereits vorhanden sind.

Histologisch kann man die Struktur der Lymphdrüsen von Perichaeta am besten auf Querschnitten durch junge Exemplare studiren, wie Fig. 5 einen darstellt. Das Dorsalgefäß (*dg*) liegt scheinbar in einer Scheide, aus welcher rechts und links traubenförmige drüsige Gebilde (*l*) entspringen. Letztere sind die Lymphdrüsen; die Scheide um das Rückengefäß ist aber nichts Anderes als das Dissepiment, welches ein wenig weiter vorn am Blutgefäß inserirt ist. Hierdurch wird ein Trichter gebildet, der aus dem hinteren Segment (*hf*) in das vordere reicht. Da der Schnitt nicht genau in der Querrichtung geführt ist, sieht man auf der einen Seite deutlich die Insertion des Dissepimentes am Dorsalgefäß, auf der anderen Seite aber steht es noch weit ab, und man erblickt zwischen beiden den Hohlraum (*hf*) des nächstfolgenden Segmentes. Auf der zuletzt erwähnten Seite sieht man ferner Muskelfasern aus dem Dissepimente austreten und sich in der Lymphdrüse verzweigen. Sie entspringen vom Rande einer kleinen Öffnung (*o*), durch welche die Segmente mit einander kommuniciren, und bilden, indem sie sich verzweigen, das Gerüst der traubenförmigen Drüse. Letztere ist also keine solide Zellmasse, wie Beddard angiebt, sondern ein baumförmig verästeltes Gebilde, dessen Zweige bei älteren Exemplaren

so dicht an einander liegen, dass das Ganze den Eindruck einer von zahlreichen Kanälen und Lakunen durchsetzten gelappten Zellmasse macht (Fig. 7 und 24).

Die Zellen, welche, abgesehen von den vom Dissepimente entspringenden Muskelfasern, die Hauptmasse des Organs ausmachen, sind nichts Anderes als verdicktes Peritonealepithel. Ihre meist ellipsoidalen Kerne sind von derselben Form, wie die Kerne der Peritonealzellen einerseits und der von ihnen abstammenden Leukocyten[1] andererseits. Die oberflächlichen Zellen springen kuppenförmig in die Leibeshöhle vor. Form und Inhalt der Zellkörper sind verschieden.

Außer verschiedenen Fremdkörpern und eingekapselten Parasiten finden sich in den Lymphdrüsen regelmäßig große, helle Zellen mit kleinen, sehr dunkel sich färbenden, offenbar geschrumpften Kernen. Diese Zellen sind zuweilen mit kleinen, runden, stark lichtbrechenden Körnchen erfüllt und kommen auch frei schwimmend in der Leibeshöhle vor, ohne dass man jemals Phagocytose an ihnen beobachten kann. Meist liegen sie, einerlei ob frei oder in der Lymphdrüse, zu Klumpen geballt und werden von echten Leukocyten umgeben (Fig. 5 *ct*). Ich halte sie für todte Chloragogenzellen, die, von ihrer Anheftungsstelle losgerissen, der Vernichtung anheimfallen. Daneben sieht man in den Lymphdrüsen auch ganz frische, unzweifelhafte Chloragogenzellen, die wohl durch Zufall losgerissen und hineingetrieben worden sind.

Sehr oft sieht man Borsten, die ebenfalls durch Zufall aus der Haut in die Leibeshöhle gerathen sind, einzeln oder in Bündeln in den Lymphdrüsen stecken (Fig. 3 und 4). Oft ragen sie noch zum Theil heraus und sind überall von einer dicken Schicht Leukocyten umgeben (Fig. 3).

Die Resorption fester Körper, welche man in der Form feiner Pulver in die Leibeshöhle einführt, geschieht sehr schnell. Nach einer Injektion von Karminpulver oder Tusche sind schon nach vier bis fünf Stunden fast alle Lymphdrüsen roth resp. schwarz gefärbt.

Der Weg, auf dem Fremdkörper aus der Leibeshöhle in die Lymphdrüsen gelangen oder resorbirt werden, ist wahrscheinlich ein zweifacher. Erstens können sie direkt aus der Leibeshöhlenflüssig-

---

[1] D'ARCY POWER schreibt bereits 1878: »— — these endothelial cells proliferate and give rise to the amoebiform corpuscles which float in the perivisceral fluid.« (On the Endothelium of the Body-Cavity and Blood Vessels of the common Earthworm, as demonstrated by Silverstaining. Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. XVIII. p. 159.)

keit aufgenommen werden, wenn diese in Folge der Leibeskontraktionen und der Darmperistaltik durch die Öffnungen der Dissepimente, denen die Lymphdrüsen aufsitzen, gepresst wird. Hierbei wird nämlich die Leibeshöhlenflüssigkeit durch die Lymphdrüsen hindurchfiltrirt und die Zellen der letzteren können Fremdkörper, die an ihnen hängen bleiben, aktiv in sich aufnehmen. Aus dem Umstande, dass die Resorption in den äußeren, der Leibeshöhle zugewandten Zellen zuerst vor sich geht, im Inneren der Drüse aber später, kann man schließen, dass der Lymphstrom im dorsalen Theile der Perichaeta von vorn nach hinten geht. In Fig. 24 ist ein Theil eines Querschnittes von einer Perichaeta indica dargestellt, welche 24 Stunden nach Injektion frischen Mäuseblutes konservirt wurde. Roth sind die Stellen gezeichnet, wo die resorbirten rothen Blutkörperchen durch Eosinfärbung sich deutlich vom umliegenden Gewebe abheben und anzeigen, wie die Resorption von der Peripherie nach dem Inneren der Lymphdrüse (*l*) hin fortschreitet. Dass außerdem in jedem Segmente Strömungen der Leibeshöhlenflüssigkeit von der Ventralseite gegen die Dorsalseite hin vorkommen, beweisen die bei anderen Gattungen vorkommenden regelmäßigen Anhäufungen von Fremdkörpern und Leukocyten dorsal vom Darme.

Eine zweite Art, wie Fremdkörper in die Lymphdrüse gelangen, erklärt sich durch die Phagocytose der wandernden Leukocyten. Fig. 7 stellt den Rand eines Lymphdrüsenläppchens von Perichaeta indica bei stärkerer Vergrößerung dar. Auch diesem Exemplare wurde frisches Mäuseblut in die Leibeshöhle injicirt, die Konservirung erfolgte aber schon nach fünf Stunden. Einzelne Zellen in der Lymphdrüse (*l*) enthalten rothe Blutkörperchen, und nicht weit vom Rande der Lymphdrüse sieht man freie Leukocyten (*lc*), die gleichfalls mit Blutkörperchen von Mus musculus beladen sind. Fig. 6 ist demselben Querschnitte entnommen und zeigt bei derselben Vergrößerung einen Klumpen geronnenen Blutes (*mb*), der aus Blutkörperchen und Fibrinfäden besteht und an der Ventralseite des Segmentes liegt. Dieser Blutklumpen wird von mehreren Leukocyten (*lc*) angegriffen, und ein Leukocyt schwimmt beladen mit einigen Blutkörperchen in einiger Entfernung. Vergleicht man die beiden Zeichnungen 6 und 7 mit einander, so liegt nichts näher als anzunehmen, dass die Leukocyten Theile vom Blutgerinnsel absprengen, in sich aufnehmen und dann vom Lymphstrom dorsalwärts getragen werden, wo sie mit ihrer Last von der Lymphdrüse aufgenommen werden.

Meist legen sich solche mit Fremdkörpern beladene Leukocyten so nah an einander, dass die Zellgrenzen häufig nicht mehr wahrnehmbar sind. Fig. 8 stellt eine solche Gruppe von sechs Leukocyten bei starker Vergrößerung dar, die Karmin- und Stärkekörner in sich aufgenommen haben. Ich zweifle daran, dass es sich hierbei um eine wirkliche Plasmodienbildung handelt, denn der Beweis ist nicht zu liefern, dass die Leukocyten vollständig mit einander verschmelzen. In der That sieht man zwischen ihnen bei Anwendung starker Vergrößerungen oft keine Grenzen; dasselbe kann aber auch stattfinden, wenn nackte Zellen sich ganz unmittelbar berühren, so dass zwischen ihnen keine Spur eines anders lichtbrechenden Mediums übrig bleibt. Mit Lim Boon Keng's Erklärung zu seiner Fig. 22: »The different forms of cells very readily fuse with one another to form dense plasmodia[1],« kann ich mich um so weniger einverstanden erklären, als in der genannten Zeichnung die einzelnen Zellen recht deutlich von einander abgegrenzt erscheinen. Unter Plasmodium kann ich aber nur eine wirklich vielkernige Zelle verstehen, wie z. B. die Eier vieler Insekten und Crustaceen im Furchungsstadium und die Plasmodien der Myxomyceten.

Die Frage nach der Herkunft der Leukocyten: ob sie bei Perichaeta ausschließlich aus den Lymphdrüsen stammen, oder ob sie auch von anderen Theilen des Peritonealepithels gebildet werden, muss ich offen lassen, da ich weder hier noch dort ihre Entstehung durch Zelltheilung habe beobachten können.

Sicher kann man den Zellen der Lymphdrüsen eine verdauende Wirkung zuschreiben. Rothe Blutkörperchen von Säugethieren werden z. B. nach einiger Zeit undeutlicher in den Kontouren und scheinen zu zerfließen, während Stärkekörner wohl ihre Gestalt beibehalten, aber chemisch so weit verändert werden, dass sie sich durch Jod weniger intensiv färben, als frisch aufgenommene. Es ist mir nicht gelungen Bacillus subtilis, den ich mehreren Exemplaren von Perichaeta indica und barbadensis einspritzte, im Körper und in den Lymphdrüsen aufzufinden. Ich vermuthe, dass bereits die alkalische Reaktion der Leibeshöhlenflüssigkeit genügt, um den Bacillus zur Sporenbildung zu veranlassen. Andere Bacillen habe ich dagegen einige Male in großer Zahl frei in der Leibeshöhle nicht injicirter Exemplare gefunden.

An gelösten Stoffen wurden von den Zellen der Lymphdrüsen

[1] Phil. Trans. Roy. Soc. London 1895.

Eisen, Ammoniakkarmin und Indigkarmin resorbirt. Eisen wurde als eine Lösung von Ferrum oxydatum saccharatum in Wasser eingespritzt und auf Schnitten durch die Berlinerblau-Reaktion sichtbar gemacht. Es zeigte sich, dass es in den Zellen der Lymphdrüsen und in freien Leukocyten als unregelmäßige größere und kleinere Körner im Protoplasma abgelagert wird. Auch die Chloragogenzellen nehmen das Eisen auf, lagern es aber, wie wir es in einem anderen Kapitel sehen werden, in anderer Form ab.

Ammoniakkarmin und Indigkarmin werden beide sowohl von den Zellen der Lymphdrüsen, wie auch von freien Leukocyten aufgenommen — letzteres auch von den Chloragogenzellen. Leider gelang es mir nicht festzustellen, ob beide Substanzen von einer und derselben Lymphzelle resorbirt werden können, weil es mir dazu an Material mangelte. Das karminsaure Ammoniak wird in runden Vacuolen, deren es in einer Zelle mehrere geben kann, abgeschieden, Indigkarmin dagegen scheint das Plasma mehr diffus zu färben, und beim Konserviren in absolutem Alkohol bildet es blaue Körner von verschiedener Größe in den Lymphzellen.

Nach Injektion wässeriger Lackmuslösung färben sich die Lymphdrüsen deutlich blau. Die Zellen zeigen also durchaus alkalische Reaktion — selbst noch bei solchen Individuen, in deren Leibeshöhle in Folge beginnender Zersetzung die Reaktion bereits sauer ist. Normal ist natürlich die Reaktion der Leibeshöhlenflüssigkeit alkalisch, aber es sind mir nicht nur bei Perichaeta, sondern auch bei anderen Regenwürmern Fälle vorgekommen, dass in den Segmenten, welche der Injektionsstelle am nächsten lagen, die Reaktion sauer wurde, obgleich der ganze Wurm noch deutliche Lebenszeichen von sich gab. Dass keine Verwechslung mit Blut vorliegen konnte, bewies die Blaufärbung des Inhaltes der erkrankten Segmente durch Ammoniak.

Dendrobaena.

Durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Cand. zool. S. Metalnikoff erhielt ich aus der Krim einige lebende Exemplare von Dendrobaena, die ich nach der Monographie der Regenwürmer Russlands von Kulagin[1] als Dendrobaena rubida Sav. bestimmte. Leider konnte ich mit dieser überaus interessanten Species nur

[1] Materialien zur Naturgeschichte der Regenwürmer. Arb. aus d. zool. Museum der kaiserl. Univ. Moskau. Bd. V. 2. Heft. 1889.

wenige Experimente anstellen, da die Anzahl der Exemplare sehr gering war. Nichtsdestoweniger ergab die Untersuchung sehr interessante Resultate.

Bei keinem anderen Regenwurm, nicht einmal bei Perichaeta, habe ich eine so große Quantität phagocytären Gewebes angetroffen, wie bei Dendrobaena rubida. Die regelmäßig vertheilten phagocytären Organe zerfallen in drei Gruppen. Zwei von diesen Gruppen tragen den Charakter von Lymphdrüsen; die dritte wird repräsentirt durch einen Theil des Nephridialkanales.

Injicirt man Dendrobaena rubida Karminpulver in die Leibeshöhle und öffnet das Exemplar nach ein oder zwei Tagen, so sieht man jederseits vom dorsalen Blutgefäße eine Reihe kleiner phagocytärer Organe, die durch Resorption des Karmins lebhaft roth gefärbt sind und sich vom 24. Segmente bis nach hinten erstrecken (Fig. 2). Bei genauerer Betrachtung erweist es sich, dass auf jedes Segment zwei Paare solcher Lymphdrüsen entfallen, die den vom Dorsalgefäße seitlich an den Darm abgehenden Blutgefäßen aufsitzen. Der in Fig. 21 wiedergegebene Schnitt verläuft in schräger Richtung, so dass auf der einen Seite das vom Dorsalgefäß abgehende Blutgefäß (*bl*) getroffen ist, auf der anderen Seite aber lymphoides Gewebe, welches die beiden seitlichen Blutgefäße von einander trennt (*l*). Bei stärkerer Vergrößerung zeigt es sich, dass diese phagocytären Organe aus Zellen bestehen, die kleiner als die Chloragogenzellen sind, eine koncentrische Schichtung aufweisen und den Leukocyten ähnlich sehen. Das Dorsalgefäß berühren diese Organe nur in der dorsalen Mittellinie; an den Seiten sind sie von ihm durch einen Lymphraum getrennt, in welchem man zahlreiche freie mit Karmin beladene Leukocyten erblickt. Auch das das Dorsalgefäß bedeckende Peritonealepithel nimmt Karmin in großer Menge auf.

Die Masse lymphoiden oder phagocytären Gewebes, welche durch diese Organe repräsentirt wird, überwiegt noch die große Lymphdrüse, welche sich in der Typhlosolis befindet. Die Typhlosolis von Dendrobaena rubida bildet ein weites Rohr von fast dreieckigem Querschnitte (Fig. 21 *t*). Die Wände dieses Rohres bestehen von außen nach innen aus folgenden Schichten: 1) Darmepithel, 2) Blutlakunen und 3) Chloragogenzellen (vgl. Fig. 14 *d*, *bc*, *c*). Die Chloragogenzellen der Typhlosolis stehen mit denen der äußeren Darmwand nicht in direkter Verbindung, denn die Typhlosolis wird dorsal unter dem Dorsalgefäße von Muskelfasern überbrückt, die einen gitterartigen Verschluss bilden.

Das ganze Innere der Typhlosolis ist von lymphoidem Gewebe erfüllt, welches sehr an das lymphoide Gewebe höherer Thiere erinnert. Es besteht aus retikulärem Gewebe, welches von zahlreichen Leukocyten mehr oder weniger angefüllt ist. Bei dem z. B. in Fig. 21 dargestellten Querschnitte ist es ganz mit Leukocyten erfüllt, so dass man keine Lücke im Gewebe sieht; dagegen enthält der Querschnitt Fig. 14, welcher einem anderen Exemplare entnommen ist, so wenig Leukocyten (*lc*), dass der retikuläre Bau klar zu Tage tritt.

Die Leukocyten, welche frei im Lymphraum, der das Dorsalgefäß umgiebt, angetroffen werden, sind offenbar auf der Wanderung in diese große Lymphdrüse begriffen.

Das dritte phagocytäre Organ sind die Nephridien. Fig. 22 stellt den die Schlingen des Segmentalorgans enthaltenden Theil desselben Querschnittes dar, dem auch Fig. 21 entnommen wurde. Unter den zahlreichen Quer- und Längsschnitten durch das Nephridialrohr fallen besonders vier dadurch auf, dass sie in ihren Wänden regelmäßig gelagerte Karminkörnchen enthalten. Anfangs suchte ich mir diese Erscheinung dadurch zu erklären, dass das Karmin, welches von den Lymphzellen gelöst wird, hier zur Ausscheidung gelangt. Leider fehlte es mir, wie erwähnt, an Material, um dieser Erscheinung bei Dendrobaena, durch Injektion absolut unlöslicher Substanzen, näher auf den Grund zu kommen. Wie wir aber weiter unten sehen werden, wird bei Allolobophora und Lumbricus auch Tusche in den Wänden eines bestimmten Abschnittes der Nephridien gefunden, was keine andere Erklärung zulässt, als dass diese Substanz aus dem Lumen aktiv von den die Wand des Nephridialrohres bildenden Zellen aufgenommen wird. Der Karmin resorbirende Abschnitt des Nephridialkanales ist bei Dendrobaena länger als bei Allolobophora und Lumbricus, und umfasst den sogenannten mittleren Theil des Segmentalorgans, welcher Wimpern trägt und den engen Anfangstheil mit dem sog. drüsigen Abschnitt verbindet, und den proximalen Theil des letzteren. Die Verhältnisse scheinen, so weit ich sie bisher habe erforschen können, ähnlich zu sein wie bei Lumbricus.

Allolobophora.

Bei den von mir untersuchten Arten der Gattung Allolobophora, der gemeinsten in und um Petersburg, sind keinerlei Bezirke der Peritonealauskleidung der Leibeshöhle zu besonderen phagocytären

Organen ausgebildet, wie bei Perichaeta und Dendrobaena. Ihre Funktion übernehmen unregelmäßige größere und kleinere Zellgruppen, die am Peritoneum haften und bei Allolobophora foetida Sav. zuweilen durch ihre scheinbar regelmäßige Vertheilung makroskopisch den Eindruck von segmental angeordneten Organen machen. Die mikroskopische Untersuchung auf Schnitten lehrt jedoch, dass diese Zellgruppen ausschließlich aus Leukocyten bestehen (Fig. 10), welche mehr oder weniger dicht bei einander liegen und oft kleine Hohlräume umschließen. Fig. 10 und 23 zeigen solche Leukocytenhaufen über den Borstenfollikeln von Allolobophora foetida (x). Das scheinbar regelmäßige Auftreten dieser Zellgruppen bei Allolobophora foetida verleitete mich Anfangs, dieselben für Organe zu halten, aber das Fehlen jedes Stützapparates in ihnen, das unregelmäßige Vorkommen dieser Leukocytengruppen nicht nur bei nahestehenden Arten, sondern auch bei anderen Exemplaren von Allolobophora foetida und ihre unregelmäßige Gestalt (vgl. Fig. 10 und 23) bewogen mich, die in der vorläufigen Mittheilung ausgesprochene Ansicht fallen zu lassen und in den vermeintlichen Organen nur zufällige Bildungen zu sehen. Es bleibt also nur noch die Frage zu entscheiden, ob diese Zellansammlungen an Ort und Stelle entstanden sind durch Theilung der Peritonealzellen, oder ob sie sich durch Zusammenlagerung von Leukocyten gebildet haben. Das Letztere scheint mir wahrscheinlicher, weil ich keine Kerntheilungen in denjenigen Theilen des Peritoneums habe bemerken können, denen jene Zellhaufen aufsitzen.

Auch bei der anderen von mir untersuchten Species Allolobophora cyanea Sav. kommen Leukocytenansammlungen an verschiedenen Theilen des Peritoneums vor, besonders an den Segmentalorganen, wo sie übrigens bei keiner von mir untersuchten Species fehlen (Fig. 9).

Physiologisch vertreten, wie gesagt, diese Leukocytenansammlungen phagocytäre Organe, indem sie Fremdkörper aus der Lymphbahn in sich aufnehmen und festhalten. Ihre scheinbar regelmäßige Anordnung in einigen Fällen erklärt sich durch gleichmäßige und energische Strömungen der Leibeshöhlenflüssigkeit, wie sie besonders an einer lebhaft sich bewegenden Species wie Allolobophora foetida vorausgesetzt werden müssen. Übrigens habe ich bei dieser Art nicht nur an der Ventralseite, sondern auch bei einigen Exemplaren an der Dorsalseite unter den Dorsalporen ganz regelmäßige Leukocytenansammlungen getroffen, welche aus denselben Gründen wie die ersteren nicht als Lymphdrüsen aufzufassen sind.

Ob Zellen des Peritonealepithels selbst Fremdkörper aufnehmen, ob also das ganze Peritonealepithel der Regenwürmer als Lymphdrüse fungirt, indem es Phagocytose zeigt und Leukocyten entstehen lässt; diese Frage kann ich bis jetzt noch nicht endgültig bejahen, obgleich es mir wahrscheinlich scheint, dass dem so ist. Bei allen bisher untersuchten Oligochätenspecies habe ich oft mit Fremdkörpern beladene einzelne Zellen zwischen den Peritonealepithelzellen gesehen. Da aber die Leukocyten den Peritonealepithelzellen sehr ähnlich sehen, ist es immerhin möglich, dass sie sich zwischen die echten Peritonealzellen eindrängen. Ich muss daher diese Frage bis auf Weiteres unentschieden lassen.

Zweifellose phagocytäre Organe lassen sich übrigens auch beim Genus Allolobophora konstatiren. Sie zerfallen in zwei Gruppen; die eine bildet einen Bestandtheil der Typhlosolis, die andere einen Abschnitt in jedem Nephridialkanal.

Die Typhlosolis besteht bei Allolobophora im Wesentlichen aus denselben Theilen wie bei Dendrobaena, d. h. aus dem entodermalen Überzug, Blutlakunen, Chloragogenzellen und phagocytärem Gewebe im Inneren. Das letztgenannte Gewebe hat bei Allolobophora in der Typhlosolis selbst sehr wenig Platz (Fig. 9 und 23), denn das Lumen der Darmfalte ist sehr eng. Dafür finden sich aber stellenweise zwischen dem Muskelgitter, welches die Typhlosolis an der Dorsalseite abschließt, und dem Dorsalgefäße (Fig. 9 *dg*) größere Massen phagocytären Gewebes.

Die Phagocytose in den Segmentalorganen von Allolobophora unterscheidet sich, eben so wie die Segmentalorgane selbst, in nichts von dem, was ich bei Lumbricus beobachtet habe. Weil aber in der Litteratur nur über die Segmentalorgane von Lumbricus genaue Schilderungen zu finden sind, auf die ich mich bei Beschreibung der Phagocytose zu beziehen habe, soll auch Fig. 15, die nach einem Präparate von Allolobophora cyanea gezeichnet ist, aber eben so gut auch die entsprechenden Verhältnisse bei Lumbricus illustrirt (vgl. BENHAM, Quart. Journ. Micr. Sc. Bd. XXXII. Taf. XXIII, Fig. 15), erst im folgenden Kapitel besprochen werden.

Lumbricus.

Aus der Gattung Lumbricus habe ich die beiden einzigen, nach N. KULAGIN[1] in Russland vorkommenden Arten untersucht; nämlich

[1] N. KULAGIN, Arb. a. d. zool. Museum d. Univ. Moskau. Bd. V. 2. Heft.

Lumbricus terrestris Linn. und Lumbricus rubellus Hoffm. Beide verhalten sich in Bezug auf das Vorkommen phagocytärer Organe ganz gleich und entsprechen vollkommen den bei Allolobophora geschilderten Verhältnissen.

Feste Körper werden resorbirt: 1) in Zellen des Füllgewebes der Typhlosolis und zwischen dem Eingang der Typhlosolis und dem dorsalen Blutgefäße, 2) in regellos verstreuten Phagocytenhaufen, welche hauptsächlich den Windungen der Segmentalorgane außen aufsitzen, und 3) in einem Theile des Nephridialrohres selbst.

Die Segmentalorgane von Lumbricus sind bereits 1853 von GEGENBAUR[1] und später von W. B. BENHAM[2] so genau untersucht worden, dass es leicht ist, an den von beiden Autoren gezeichneten Schemata sich zu orientiren. Experimentelle Untersuchungen über das Verhalten einzelner Theile des Nephridialkanales sind von A. KOWALEVSKY 1889[3] publicirt worden.

Nimmt man die BENHAM'sche Zeichnung zur Hand, welche vor der älteren GEGENBAUR'schen nur den Vorzug hat, dass alle Schlingen des Segmentalorgans übersichtlicher projicirt sind, so erblickt man vom Trichter ausgehend zuerst einen stark gewundenen, engen Kanal, der zur Dorsalseite zieht und von dort zur Ventralseite zurückkehrt. Hier geht er in einen geraden Kanal über, der gleichfalls eine Tour von derselben Richtung und Ausdehnung beschreibt. An der Ventralseite geht dieser Kanal, der nur stellenweise flimmert, in einen gleichfalls engen, durchweg wimpernden Kanal über und dieser letztere erstreckt sich wieder bis zur Dorsalseite, wo er in den bedeutend weiteren drüsigen Abschnitt des Nephridialrohres übergeht. Die Wände dieses wimpernden engen Abschnittes, der in der Zeichnung von GEGENBAUR mit dem Buchstaben *d* bezeichnet wird, nehmen in ihrer ganzen Ausdehnung, oder, um auch die von BENHAM gebrauchte Buchstabeneintheilung wiederzugeben, von *j* bis *h* und ein wenig über *h* hinaus feste Körper, wie Tusche, Karmin etc., auf. Bei *h* geht der phagocytäre Abschnitt durch Vermittelung einer ampullenförmigen Verbreiterung in den drüsigen Theil über. Diese Verbreiterung ist es, deren Wand im proximalen Theile auch noch feste Körper aufnimmt. In Fig. 15 sehen wir einen Querschnitt durch eine Schlinge eines Segmentalorgans von Allolobophora zwei Tage nach einer

---

[1] Diese Zeitschr. Bd. IV. p. 221—232.

[2] Quart. Journ. Micr. Sc. Bd. XXXII. p. 283—334.

[3] Biol. Centralbl. Bd. IX. p. 65—76.

Tuscheinjektion. Die mit *nt* bezeichneten Lumina, deren eines Wimpern aufweist, gehören dem engen auf den Trichter unmittelbar folgenden Anfangstheil des Nephridialkanales an (»narrow tube« nach BENHAM). Mit *mt* ist das an den Anfangstheil sich anschließende Mittelstück (»middle tube« BENHAM's) bezeichnet. Im Lumen sehen wir eine an der Wand befestigte Wimper und Stücke anderer Wimpern; in der Wand aber die resorbirte Tusche und den Kern der Röhrenzelle. Mit *a* ist die sogenannte Ampulle bezeichnet, welche in diesem Schnitte den Übergang in den drüsigen Abschnitt zeigt. Das Protoplasma ist hier sehr weitmaschig und das Lumen, nach den Fäden zu urtheilen, die im Centrum zu einer körnigen Masse zusammenlaufen, mit einem Sekret der Wandzellen erfüllt.

Vergleicht man diese Resultate mit den Experimenten von A. KOWALEVSKY, so sieht man, dass genau derselbe Theil des Segmentalorgans, welcher nach KOWALEVSKY Ammoniakkarmin ausscheidet und nach Injektion von Lackmustinktur roth wird, nach meinen Untersuchungen feste Körper resorbirt. Ob übrigens hier wirklich eine Ausscheidung des Ammoniakkarmins durch die Wand des Segmentalorgans stattfindet, oder ob auch Flüssigkeiten durch den Trichter in das Nephridialrohr gelangen und von den Wänden des phagocytären Abschnittes aus dem Lumen aufgenommen werden, lässt sich nach den bisherigen Versuchen noch nicht entscheiden.

Injektionen von Ferrum oxydatum saccharatum ergaben folgendes Resultat. Nach Anwendung der Berlinerblau-Reaktion sieht man im phagocytären Abschnitte des Segmentalorgans blaue unregelmäßige Eisenkörnchen. Diese machen den Eindruck, als sei das Eisen im Körper des Regenwurmes zum Theil aus der löslichen Verbindung herausgefällt und erst in fester Form von den Wandzellen aufgenommen worden, in derselben Weise, wie es von Leukocyten und Lymphdrüsenzellen resorbirt wird. Wurde Karmin oder eine andere ungelöste Substanz als Pulver in die Eisenlösung gemischt und mit ihr zusammen injicirt, so fand ich Körnchen dieser Substanz und Eisenkörnchen neben einander in dem Protoplasma der Röhrenzellen. Außerdem findet sich Eisen zuweilen in mehr diffuser Vertheilung im Protoplasma des sogenannten drüsigen Abschnittes, welcher sich distalwärts an den phagocytären anschließt. Auch dieser Befund beweist nicht, dass hier eine Sekretion durch die Wand des Nephridialrohres in das Lumen vor sich geht, da die Wandzellen sich auch hier vom Lumen des Rohres aus mit der Eisenlösung imbibiren konnten. Fig. 11 ist nach einem Präparate

gezeichnet, welches ich der Güte des Herrn KOWALEVSKY verdanke. Der phagocytäre Mitteltheil des Nephridialrohres ist an zwei Stellen durchschnitten und weist zahlreiche Eisenkörnchen im Protoplasma der Röhrenzellen auf. Daneben fällt ein besonderer Umstand auf, auf den mich Herr KOWALEVSKY aufmerksam gemacht hat. Die Nucleoli nicht nur in den Kernen der Röhrenzellen, sondern auch in den Zellen des verdickten Peritonealepithels, welches die Nephridien umgiebt, und in den, in der Figur nicht wiedergegebenen Chloragogenzellen sind durch die Eisenreaktion blau gefärbt. Diese merkwürdige Erscheinung der Blaufärbung des Nucleolus durch die Berlinerblau-Reaktion ist bereits von ROBERT SCHNEIDER an anderen Würmern entdeckt, aber noch nicht genügend aufgeklärt worden[1]. Bei den uns vorliegenden Fällen trat die Blaufärbung nach Injektion gelösten Eisenzuckers ein, aber ich war nicht im Stande an allen meinen Präparaten diese Erscheinung zu konstatiren, die dadurch noch räthselhafter wird. Als Beweis gegen meine Annahme, dass im Mittelstück des Nephridialkanales das Eisen auf phagocytärem Wege aufgenommen wird, kann dieses Faktum jedoch nicht dienen, weil man annehmen muss, dass die aufgenommenen Substanzen, eben so wie in anderen phagocytären Zellen, allmählich gelöst und so weit als möglich verdaut werden. Ist dieses der Fall, dann kann das in den Röhrenzellen gelöste Eisen zum Theil sich im Nucleolus ansammeln.

Vielleicht finde ich bei Bearbeitung eines von mir im vorigen Sommer am Weißen Meere gesammelten Polychätenmaterials die Lösung für einige der vielen Fragen, die ich in dieser Arbeit nicht habe lösen können.

Euaxes.

A. KOWALEVSKY ist der erste Entdecker der Phagocytose in Segmentalorganen. Seine Arbeit hierüber an Clepsine und Euaxes filirostris Gr. erscheint demnächst in den Memoires de l'Academie Imp. de St. Pétersbourg[2]. Während mein hochverehrter Lehrer selbst seine Aufmerksamkeit mehr den Hirudineen zuwandte, übergab er mir sein in der Einleitung erwähntes Material über Euaxes, der in seiner Schrift nur kurz erwähnt werden wird, damit er hier im Zusammenhang mit den übrigen Oligochäten ausführlich beschrieben werde.

---

[1] Mittheil. a. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. XII. 1. Heft. p. 208—216.

[2] Vorl. Mitth. in: Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences. Paris. T. CXXII. 27. Jan. 1896.

Während bei den terricolen Oligochäten die Segmentalorgane eine relativ untergeordnete Rolle als phagocytäre Organe spielen im Vergleiche mit anderen voluminöseren Organen, die man als Lymphdrüsen auffassen kann, sind sie bei den bisher darauf hin untersuchten Limicolen das einzige phagocytäre Organ und dieser Funktion besonders angepasst. Fig. 18 stellt den Anfangstheil des Segmentalorgans von Euaxes dar. Man erblickt einen präseptalen Trichter (*i*) und einen postseptalen Theil (*f*), den ich wegen seiner Struktur und Funktion den Filter nennen will. In Fig. 19 ist ein weiterer Schnitt durch dasselbe Segmentalorgan dargestellt, welcher den Übergang des Filters in den dritten Abschnitt des Segmentalorgans, den Ausführungsgang, illustrirt. Außerdem sehen wir in Fig. 18 mehrere Leukocyten (*lc*), die mehr oder weniger zahlreiche Körnchen von dem 24 Stunden vor der Konservirung injicirten Karminpulver aufgenommen haben. Der Trichter selbst zeigt niemals Phagocytose. Sein Rand gegen die Leibeshöhle ist schief abgestutzt, so dass man auf Längsschnitten, wie Fig. 18 zeigt, eine größere mediane und eine kleinere laterale Lippe unterscheiden kann. Erstere enthält ein oder zwei große helle Kerne, welche offenbar den Trichterzellen angehören. In der lateralen Lippe bemerkt man aber immer in großer Menge kleine, sehr dunkel gefärbte Kerne, welche zum Theil Peritonealzellen anzugehören scheinen, zum Theil aber den Eindruck machen, als seien sie die Kerne eingedrungener Leukocyten. Der Trichter kommunicirt durch einen engen Kanal mit dem Filter (*f*). Dieser besteht aus einer Anzahl Zellen, deren Grenzen nicht deutlich zu erkennen sind und deren Zahl man nur nach der Zahl der großen blassen Kerne bestimmen kann. Das Lumen des Filters wird gebildet durch ein System von Lakunen und Gängen, die sämmtlich mit einander kommuniciren, und in Form und Größe beträchtlich verschieden sind (Fig. 18, 19 u. 20). In diesen Hohlräumen findet man verschiedene Fremdkörper und Leukocyten, die mit Fremdkörpern beladen sind (Fig. 18 *lc*). Das Protoplasma der Filterzellen ist feinkörnig und enthält verschiedene Einschlüsse. In Fig. 18 sehen wir, dass sehr viel von dem injicirten Karmin in diesen Zellen, besonders in den dem Trichter zunächst gelegenen, abgelagert ist. Mit *u* sind spindelförmige Fremdkörper von unbekannter Herkunft bezeichnet, die von A. Kowalevsky zuerst bemerkt und für Krankheitserreger angesehen wurden. Fig. 20 stellt einen Schnitt durch einen Nephridialfilter dar von einem Euaxesexemplare, dem Kowalevsky eine Stunde vor der Konservirung eine Reinkultur von Bacillus subtilis in die Leibeshöhle injicirte.

Die Mehrzahl der blau gezeichneten Bacillen befindet sich noch in den Hohlräumen, ein Theil aber ist bereits in das Protoplasma der Filterzellen aufgenommen worden. In Fig. 19 sehen wir den Übergang des Filters in den Ausführungsgang (*ag*) und machen dabei die Bemerkung, dass die kavernöse Struktur des Filters sich auch noch auf den Anfangstheil des Ausführungsganges erstreckt. Letzterer ist bei erwachsenen Thieren sehr lang und hat für uns hier weiter kein Interesse, da weder in seinen Wänden, noch in seinem Lumen etwas von den injicirten Substanzen zu entdeken war. Er beschreibt, bevor er nach außen mündet, eine größere Anzahl von Windungen um sich selbst, die zusammen eine knäuelförmige Masse im Segmente bilden.

Zum Schluss muss ich noch eines Versuches mit einem gelösten Stoffe, nämlich Ammoniakkarmin, erwähnen. Unter der mir zur Verfügung stehenden Sammlung befanden sich zahlreiche Exemplare, denen die erwähnte Substanz in wässeriger Lösung injicirt worden war, und die darauf in verschiedenen Zeitabständen getödtet wurden. Das Resultat der Untersuchung einiger dieser Präparate war folgendes. Das Karmin fand sich in feinen Körnchen in den Leukocyten und Filtern, also genau an denselben Orten, wo auch feste Körper abgelagert werden. Interessant wäre es, an lebenden Thieren zu untersuchen, ob das Ammoniakkarmin in flüssiger Form von den Leukocyten und Filtern aufgenommen und abgelagert wird, oder ob es schon in der Leibeshöhlenflüssigkeit herausgefällt und dann als festes, ungelöstes Karmin resorbirt wird. Die mikroskopischen Schnitte boten zur Lösung dieser Frage keinen Anhaltungspunkt, und die großen Euaxesexemplare unserer Aquarien machten im Winter jungem Nachwuchs früher Platz, bevor ich zum Studium dieser Frage Zeit fand.

Die Funktion der phagocytären Filterzellen von Euaxes ist offenbar dieselbe wie bei allen anderen Phagocyten. Die resorbirten Stoffe unterliegen der Verdauung seitens des Protoplasmas. Bacillus subtilis z. B. ist wenige Stunden nach der Injektion in den Nephridialfiltern schon nicht mehr nachweisbar.

Archienchytraeus.

Ein ähnliches Organ, wie es von Kowalevsky bei Euaxes filirostris entdeckt worden ist, konnte ich auch bei einem anderen Vertreter der limicolen Oligochäten, dem es mir gelang Einspritzungen in die Leibeshöhle zu machen, auffinden. Als Material hierzu diente

mir eine von meinem Kollegen Herrn Rimsky-Korssakoff auf den Solowetzky-Inseln des Weißen Meeres zuerst aufgefundene und von stud. Obnorsky[1] als Archienchytraeus nasutus Eisen bestimmte größere Species, der man ohne Schwierigkeit mit Hilfe feiner Glaskanülen Injektionen machen kann. Während meines Aufenthaltes im Sommer 1895 auf der biologischen Station zu Solowetzk sammelte ich eine größere Anzahl dieser Würmer, von denen ich einen Theil daselbst untersuchte und einen anderen lebend in faulendem Fucus mit nach St. Petersburg nahm, wo sie lange aushielten.

Injicirt man diesen Thieren Tusche, so sieht man nach einigen Stunden an der Ventralseite eine Doppelreihe schwarzer Punkte durch die Haut durchschimmern, die sich bei näherer Untersuchung als eben solche Theile der Segmentalorgane erweisen, welche bei Euaxes Fremdkörper resorbiren. Die Segmentalorgane der Enchytraeiden zerfallen ebenfalls in drei sehr deutlich von einander abgegrenzte Abschnitte: 1) den Wimpertrichter, 2) den Filter (»La masse glandulaire perforée« von Bolsius[2] ohne den »canal collecteur«) und 3) den Ausführungsgang (»canal collecteur« und »vésicule terminale« von Bolsius).

Der mittlere Theil des Segmentalorgans, der Filter, ist der Ort, wo auch bei Archienchytraeus die Phagocytose vor sich geht. Seine Struktur hat im Laufe der Zeit verschiedene Deutungen erfahren, auf die hier nicht näher eingegangen werden soll, weil sie in der letzten Arbeit über das Segmentalorgan der Enchytraeiden von Bolsius, welche wir bereits citirten, genügend ausführlich besprochen werden. Im Gegensatz zu allen seinen Vorgängern beschreibt Bolsius den in Rede stehenden Abschnitt als eine Zellmasse mit undeutlichen Zellgrenzen, welche von einem Systeme anastomosirender Kanäle durchzogen wird. Aus seinen Schnittserien von Enchytraeus humicultor Vejd. folgert er, »que le systême de canalicules anastomosés est unique, c. à. d. que les deux orifices, l'éntonnoir et le canal collecteur, communiquent avec tous ces tronçons, et que nulle part la circulation n'est interrompue; il n'y a pas non plus de cul de sac«. Auch bei Archienchytraeus nasutus finden wir ein System von Kanälen, welche alle unter einander in Verbindung stehen. Fig. 16 ist die Zeichnung eines Längsschnittes durch Trichter (*i*), Filter (*f*) und einen Theil

[1] Zur Anatomie und Systematik der Oligochäten des Weißen Meeres. Comptes rendus des séances de la Soc. Imp. des Natural. de St. Pétersbourg. 1895. No. 6.

[2] L'organ segmentaire d'un Enchytraeide. Memorie della Pontificia Accademia dei Nuovi Lincei. Vol. IX.

des Ausführungsganges (*ag*) eines Segmentalorgans von einem Exemplare, welches vier Tage nach der Tuscheinjektion konservirt wurde. Der Trichter ist in derselben Weise schief abgestutzt, wie bei Euaxes, so dass der mediane Rand über den lateralen hervorragt, und enthält gleichfalls nur ein bis zwei Kerne. Der Filter, aus wenigen Zellen mit undeutlichen Zellgrenzen bestehend, zeigt einen kavernösen Bau; in den Wänden der einzelnen Waben ist Tusche abgelagert. An den Segmentalorganen großer Exemplare sieht man schräge Querwände, welche den ganzen Filterabschnitt in vier Kammern eintheilen und an einem Ende oder in der Mitte perforirt sind. Ein Längsschnitt durch ein solches Segmentalorgan ist in Fig. 17 dargestellt. Der Trichter zeigt sich in dieser Abbildung nicht in seiner charakteristischen Form, weil er nahe am Rande getroffen ist; desshalb erscheint er auch unverhältnismäßig klein. Dem in Rede stehenden Exemplare war drei Stunden vor der Konservirung eine Mischung von Tusche mit Spermatozoen von Polycarpa rustica in Seewasser injicirt worden. Die schwarzen Punkte im Protoplasma der Filterzellen deuten Tuschekörnchen an, während die rothen die Verbreitung durch Safranin rothgefärbter Bruchstücke von Spermatozoen angeben. Mit *lc* ist ein Leukocyt bezeichnet, der mit Tuschekörnchen beladen ist, *lc'* dagegen sind eigenthümliche nicht amöboide, spindelförmige Leukocyten, die sich in der Leibeshöhlenflüssigkeit der von mir untersuchten Species in großer Zahl finden und niemals Fremdkörper aufnehmen. Eisen, in gelöster Form injicirt, wird im Filter in derselben Weise abgelagert, wie in den Lymphdrüsen und Segmentalorganen der terricolen Oligochäten, d. h. in Körnchen von ungleicher Form und Größe. Von den Peritonealzellen der limicolen Oligochäten gilt dasselbe, was von den terricolen gesagt wurde. Sie scheinen gleich den Leukocyten Fremdkörper aufzunehmen, sind aber schwer von den amöboiden Wanderzellen zu unterscheiden, die sich überall festsetzen können.

In den Filtern der Segmentalorgane von Archienchytraeus habe ich nicht, wie bei Euaxes, Leukocyten gefunden.

Chloragogenzellen.

W. KÜKENTHAL[1] meint, dass die Chloragogenzellen ihren »braunkörnigen Inhalt« aus dem Blute beziehen und findet, dass neben

[1] Über die lymphoiden Zellen der Anneliden. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XVIII. p. 338.

diesen Körnern auch hier und da farblose auftreten, die sich von ersteren durch ihre Löslichkeit in Äther unterscheiden.

Cuenot[1] schreibt über die vermuthliche Thätigkeit der Chloragogenzellen, die er mit Unrecht für ein Lymphorgan erklärt, Folgendes: »Nous pouvons maintenant nous expliquer parfaitement la position constante des chloragogènes autour de la portion active et digerante de l'intestin et sur les vaisseaux sanguins adjacents, tandis qu'on ne trouve pas une seule de ces cellules en dehors des points précités. Les peptones provenants de la digestion, au lieu de passer dans la cavité générale et d'y être transformées par les amibocytes en albumine du plasma, sont arrêtées en route et absorbées par les chloragogènes qui les transforment sur place en albuminoides qu'ils accumulent sous forme de granules jaunes. Quand elles en sont biens remplis, elles se détachent, tombent dans le coelome, et là suivant le besoin de l'animal, leur contenu se dissout peu à peu et passe dans le liquide cavitaire.«

Die ersten experimentellen Untersuchungen an lebenden Chloragogenzellen hat A. Kowalevsky[2] veröffentlicht. Er schreibt über Lumbricus: »Die Chloragogenzellen scheinen eine Rolle zu spielen bei der Ausscheidung des Indigokarmins, wenigstens saugen dieselben ihn stark auf und werden dabei ganz grün; ihre gewöhnliche gelbe Farbe vermischt mit der blauen Farbe des Indigokarmins giebt diese mittlere Färbung.« Außerdem theilte mir Herr Akademiker A. Kowalevsky bei Übergabe des Themas mit, dass nach Injektion von Ferrum oxydatum saccharatum die Berlinerblau-Reaktion das Vorhandensein von Eisen in den Chloragogenzellen anzeige.

Zu denselben Resultaten, wie Kowalevsky, bin ich bei Wiederholung der Versuche auch gelangt. Das Eisen brachte ich Exemplaren aus der Gattung Allolobophora auf zwei Wegen bei: einerseits durch Injektion wässeriger Lösungen von Ferrum oxydatum saccharatum in die Leibeshöhle, andererseits durch Fütterung der Würmer während eines Monates mit Fließpapier, welches mit der oben genannten Eisenlösung getränkt war. Um dabei ein etwaiges Eindringen des Eisens durch die Haut möglichst zu vermeiden, wurde darauf geachtet, dass sich nicht mehr Flüssigkeit im Glase befand, als das Papier aufsaugen konnte. Perichaeta, Dendrobaena und Lumbricus erhielten das Eisen nur durch Injektionen in die Leibeshöhle. Der Erfolg war nach

[1] Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. Arch. d. zool. Exp. et Gén. 1890—1891.

[2] Biol. Centralbl. Bd. IX. p. 71.

Anwendung der Berlinerblau-Reaktion folgender. Die phagocytären Organe, freien Leukocyten und Leukocytenansammlungen (Fig. 10 u. 23 *x*) enthielten größere oder kleinere blaue Körnchen von unregelmäßiger Gestalt und die Chloragogenzellen bei allen oben genannten Gattungen nahmen makroskopisch eine grünlich-blaue Färbung an. In Fig. 23 ist bei schwacher Vergrößerung im Querschnitt die Verbreitung der durch die Berlinerblau-Reaktion nach Eisenresorption blau gefärbten Chloragogenzellen (*c*) auf der äußeren Darmwand und in der Typhlosolis (*t*) von Allolobophora foetida dargestellt. Bei starker Vergrößerung bieten die Chloragogenzellen folgendes Bild. Körnchen von Berlinerblau, welche wir in den phagocytären Zellen beobachteten, sieht man hier niemals. In einigen Fällen ist das Maschenwerk des Protoplasmas gleichmäßig blau gefärbt, während die in den Winkeln der Maschen befindlichen, gelbbraunen runden Körner nicht gebläut sind. In Fig. 12 sind zwei Chloragogenzellen von Lumbricus gezeichnet, welche dieses Verhalten zeigen. Dem Exemplar war 48 Stunden vor der Konservirung Ferrum oxydatum saccharatum in die Leibeshöhle eingespritzt worden. In den weitaus meisten Fällen aber ist ein Theil der braunen Körnchen deutlich blau gefärbt, während das Protoplasma ungefärbt bleibt. Fig. 13 zeigt zwei Chloragogenzellen von Allolobophora foetida, einem Exemplar, welches einen Monat lang mit eisenhaltigem Fließpapier gefüttert worden war. Leider hat die Methode der Eiseninjektion noch ganz unberechenbare Kapricen, denn durch die Länge der Einwirkungszeit der verschiedenen zur Konservirung und zur Hervorrufung der blauen Färbung nöthigen Reagentien können falsche Bilder entstehen. Vorausgesetzt, dass die von der gewöhnlichen Norm abweichende diffuse Färbung des Protoplasmas (Fig. 12) nicht durch einen Nebenumstand bedingt wird, so zeigt sie an, dass die Resorption des Eisens seitens der Chloragogenzellen in der Weise vor sich gehen kann, dass zuerst das Protoplasma von demselben überall durchdrungen wird, später aber die braunen Körner alles Eisen in sich aufspeichern. Der Umstand, dass meist schon nach 24 Stunden nur die braunen Körner Blaufärbung zeigen, beweist noch nicht das Gegentheil, weil die Resorptionsdauer selbst noch von verschiedenen Umständen abhängig ist, z. B. von der Quantität des injicirten Eisens.

Nach Fütterung mit eisenhaltigem Papier wurde das meiste Eisen in den Chloragogenzellen im Innern der Typhlosolis wiedergefunden — weniger in den Chloragogenzellen, welche den Darm außen bekleiden, und gar nicht in den Entodermzellen, obgleich der Darminhalt sich intensiv bläute.

Resorption ungelöster Substanzen und von karminsaurem Ammon findet in den Chloragogenzellen nicht statt. Beim Konserviren in HERMANN'scher Osmiumplatinchloridlösung färben sich die Chloragogenzellen tief dunkel wegen ihres Gehaltes an kleinen Fettkörnern, welche wohl mit den von KÜKENTHAL beobachteten, in Äther löslichen Körnchen identisch sind. Alle diese Thatsachen beweisen, dass die Chloragogenzellen durchaus nicht zum Lymphsystem gehören, sondern nur die Ernährung reguliren, was noch daraus erhellt, dass sie bei wohlgenährten Regenwürmern eine viel deutlichere gelbgrüne Farbe besitzen, als bei hungernden. Dem entsprechend ist auch die Zahl der in jeder Zelle enthaltenen braunen Körnchen eine wechselnde. Die Chloragogenzellen sind also höchst wahrscheinlich der Aufbewahrungsort für Reservenahrung, welche sie aus den Blutlakunen der Darmwand und aus den Blutgefäßen, welchen sie aufsitzen, entziehen. Dass sie auch gelöste Stoffe aus der Leibeshöhle zu resorbiren vermögen, beweisen die Injektionen von Eisen und Indigkarmin. Nach Injektionen von Milch mit darauf folgender Osmiumbehandlung scheinen sie sich noch dunkler zu färben, als bei intakten Exemplaren. Dieses dürfte dafür sprechen, dass auch Fett aus der Leibeshöhle von den Chloragogenzellen resorbirt werden kann. Dieser Frage näher zu treten, habe ich bisher noch keine Zeit gefunden.

Wenn wir die Funktion der Chloragogenzellen mit der Thätigkeit anderer Zellen und Zellgruppen in dem Thierreiche vergleichen wollen, so müssen wir, wenn wir von den wahrscheinlich homologen Bildungen bei Polychäten und Hirudineen (Botryoidzellen) absehen, zuerst an die Fettzellen denken. Genau lässt sich die Analogie zwischen Chloragogen- und Fettzellen aber nicht durchführen, erstens weil die Art der Fettablagerung in beiden Zellformen ganz verschieden ist, und zweitens, weil die Chloragogenzellen, wie wir sahen, noch andere sehr wichtige Funktionen besitzen, die sie von den Fettzellen unterscheiden und den Leberzellen (z. B. der Wirbelthiere) nähern. Wegen der ähnlichen Färbung und der nahen Beziehung zum Darmtractus wurden sie ja bereits von den ersten Entdeckern für echte Leberzellen gehalten, und erst als man fand, dass sie nicht im Stande sind, ein Sekret in das Darmlumen abzusondern, wurde diese Ansicht fallen gelassen. Den Leberzellen ähneln die Chloragogenzellen in folgenden Punkten. Sie nehmen Pigmente (KÜKENTHAL l. c.) und albuminoide Substanzen (CUENOT l. c.) wahrscheinlich aus dem Blute auf und absorbiren Indigkarmin und Eisen aus injicirten Lösungen. Das Eisen wird nicht grobkörnig

abgelagert, wie in Leukocyten und Lymphdrüsenzellen, sondern es durchtränkt das Protoplasma oder Theile desselben gleichförmig, wie in den Leberzellen. Der Umstand, dass bei hungernden Regenwürmern die Chloragogenzellen blasser und unscheinbarer werden, spricht dafür, dass sie die in ihnen aufgespeicherten Reservestoffe wieder an das Blut zurückgeben können, ohne sich abzulösen und in der Leibeshöhle digerirt zu werden, wie CUENOT meint. Abgerissene, todte Chloragogenzellen mit blassem, geschrumpftem Protoplasma und sehr dunklem, gleichfalls geschrumpftem Kerne kann man zu jeder Zeit frei in der Leibeshöhle und in den phagocytären Organen (nicht in den Nephridien) finden. Es sind das offenbar gealterte, oder durch äußere Einflüsse zufällig abgerissene Exemplare.

Bei einem Exemplare von Rhinodrilus proboscideus mihi[1] war in den fünf letzten Segmenten die Leibeshöhle von einer ganz kompakten Masse erfüllt, die aus losgerissenen Chloragogenzellen in verschiedenen Stadien des Zerfalles, Leukocyten und heilen wie zerstörten Sporozoencysten bestand. Als phagocytäre Organe kann man diese Zellenmassen nicht auffassen, weil sie mit keinem Theile der Leibeswand organisch verbunden sind. Sie deuten nur an, dass hier eine höchst energische Phagocytose seitens freier Leukocyten vor sich geht, welcher viele alte und abgerissene Chloragogenzellen zum Opfer fallen.

Gleich den phagocytären Organen enthalten auch die Chloragogenzellen zuweilen Parasiten. So fand ich bei einem Exemplare von Dendrobaena rubida, dass zahlreiche Chloragogenzellen von rundlichen Zellmassen angefüllt waren, die Parasitenembryonen darstellen, deren Schicksal ich nicht feststellen konnte. Da nun die Chloragogenzellen feste Körper aus der Leibeshöhle nicht aufnehmen, so muss ich vermuthen, dass die Keime aus dem Darme selbstthätig in die Chloragogenzellen einwandern — etwa wie Cestodenembryonen. Letztere habe ich bei europäischen Regenwürmern nicht gefunden; bei Rhinodrilus proboscideus aber fand ich den vorderen Theil des Mitteldarmes stark deformirt durch große Cysticerken, von denen viele bereits einen voll ausgebildeten Taenienscolex mit vier Saugnäpfen, Rostellum und doppeltem Hakenkranz erkennen ließen. Diese Cysticerken saßen in der Bindegewebsschicht dicht unter den Chloragogenzellen, und zwei bis drei dieser Parasiten, deren Durchmesser nur dreimal kleiner ist als der Querdurchmesser der

---

[1] Sitzungsber. der Dorpater Naturforschergesellsch. 1892. p. 42—44.

Segmente, in denen sie vorkommen, kann man zuweilen auf einem Querschnitte beisammen sehen. Sporozoencysten, die sonst bei Rhinodrilus proboscideus manche Organe, so besonders die Samenblasen und die Segmentalorgane bis zur Unkenntlichkeit des ursprünglichen Gewebes erfüllen, sah ich in der Darmwand und den Chloragogenzellen nicht; offenbar desshalb, weil die Sporozoen nicht durch den Darm, sondern wahrscheinlich durch die Vasa deferentia, Oviducte und in die Mündungen der Segmentalorgane einwandern.

Schluss.

Bei allen von A. Kowalevsky und mir mit Hilfe physiologischer Injektionen daraufhin untersuchten Oligochätenspecies sind besondere Organe gefunden worden, welche die Funktion haben, die Leibeshöhlenflüssigkeit von festen todten Bestandtheilen zu reinigen und letztere so lange in sich festzuhalten, bis sie durch die Thätigkeit der Zellen, in deren Protoplasma sie deponirt sind, aufgelöst werden. Diese phagocytären Organe zerfallen, wie wir gesehen haben, in zwei Gruppen: erstens lymphdrüsenartige Organe und zweitens Theile der Nephridien.

Die lymphdrüsenartigen Organe kommen bei allen bisher von uns untersuchten terricolen Oligochäten vor und scheinen den limicolen ganz zu fehlen. Man kann sie eintheilen in 1) baumförmige Wucherungen des Gewebes der Dissepimente (Perichaeta), 2) koncentrisch geschichtetes Peritonealepithel über den Wurzeln der vom Dorsalgefäße zum Mitteldarm abgehenden seitlichen Blutgefäße (Dendrobaena) und 3) reticuläres Füllgewebe der Typhlosolis (Dendrobaena, Allolobophora und Lumbricus). Alle lymphdrüsenartigen Organe liegen im Bereiche des Mitteldarmes, hinter dem Clitellum und sind Umwandlungsprodukte des Peritoneum. Die in ihnen phagocytär thätigen Zellen entsprechen im Bau den Peritonealepithelzellen einerseits und andererseits den Leukocyten, welche vielleicht in diesen Organen entstehen und gelegentlich in sie zurückkehren.

Phagocytäre Abschnitte in den Nephridien fehlen bei Perichaeta und kommen bei allen übrigen von uns untersuchten Oligochäten vor. Bei den terricolen Oligochäten sind die Röhrenzellen des wimpernden sog. mittleren Theiles des Nephridialrohres (»middle tube« und ein Theil der »ampulla« von Benham) phagocytär; bei den limicolen Oligochäten aber sind es die Zellen des von mir »Filter« benannten Abschnittes, der den Trichter mit dem Ausführungsgang verbindet. Niemals konnte ich unterhalb des phagocytären Ab-

schnittes, also im drüsigen und muskulösen Theile des Nephridium der Terricolen und im Ausführungsgange des Nephridium der Limicolen feste Körper, die in die Leibeshöhle injicirt waren, wiederfinden. Das beweist, dass die festen Fremdkörper sehr lange in den phagocytären Zellen festgehalten werden; lösliche oder verdauliche wahrscheinlich so lange, bis sie als Flüssigkeit ausgeschieden werden können. Was die Verbreitung phagocytärer Organe bei den von uns nicht untersuchten Oligochäten betrifft, so lässt sich auch aus den ausführlichsten Diagnosen und Beschreibungen nichts entnehmen, was mit einiger Sicherheit als phagocytäres Organ gedeutet werden kann. Nur bei dem von mir vor einigen Jahren auf Schnitten genau untersuchten Rhinodrilus proboscideus aus Trinidad glaube ich aus folgendem Grunde auf phagocytäre Abschnitte in den Nephridien schließen zu können. Dieser Regenwurm besitzt keine Dorsalporen; also sind die einzigen Öffnungen, durch welche Sporozoen in die Leibeshöhle gelangen könnten, die Mündungen der Vasa deferentia, Oviducte und Segmentalorgane. Dass die ersteren nicht selten von den Parasiten passirt werden, beweist unter Anderem die Menge der Sporozoencysten, die man in den Samenblasen findet. Auch in den Segmentalorganen findet man sehr zahlreiche Sporozoencysten, aber nur im Mündungstheile und in einem langen Blindsacke, der von der Mündung jedes Segmentalorgans (mit Ausnahme der vordersten) bis zur dorsalen Mittellinie hinzieht; nie aber oberhalb einer gewissen Grenze im Nephridialrohre selbst.

Übrigens scheint die Phagocytose in den Segmentalorganen nicht nur auf die Oligochäten beschränkt zu sein. Bei den Hirudineen hat A. Kowalevsky einen phagocytären Apparat entdeckt, der seiner Lage und äußeren Gestalt nach dem Filter der Limicolen entspricht, und bei Arenicola habe ich kürzlich Karmin und Eisen in Zellen der Nephridialröhren gefunden, welche einen großen Theil der inneren Epithelauskleidung der Segmentalorgane bilden. Wie wir sehen, ist also die Phagocytose in den Segmentalorganen eine sehr weit verbreitete Erscheinung und ich hoffe durch Untersuchung einer Reihe von mir im Sommer 1895 auf der biologischen Station zu Solowetzk injicirten und konservirten Polychäten des Weißen Meeres Neues zur Beantwortung bisher noch offener Fragen über diesen Gegenstand beitragen zu können.

Was die lymphdrüsenartigen phagocytären Organe betrifft, so lässt sich über dieselben im Allgemeinen nur sagen, dass sie bisher bei

einer verhältnismäßig beschränkten Zahl von Anneliden gefunden worden sind, d. h. unter den Polychäten nur bei Nereis und Halla von A. KOWALEVSKY und bei terricolen Oligochäten von mir, und dass sie, als durchaus cänogenetische Gebilde von sehr verschiedener Struktur und Lage, zu keinerlei Vermuthungen über ihr Vorkommen bei anderen noch nicht erforschten Annelidengruppen Anlass geben können.

St. Petersburg, den 29. Januar 1896.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVII—XIX.

Fig. 1. Perichaeta indica. 24 Stunden nach der Injektion von Karminpulver wurde das Exemplar links von der dorsalen Mittellinie aufgeschnitten. Natürliche Größe.

rs, Receptaculum seminis; *s*, Samenblase; *cl*, Clitellum; *sg*, Drüsen an der Mündung der Vasa deferentia; *dg*, Dorsalgefäß; *l*, Lymphdrüse (roth).

Fig. 2. Dendrobaena rubida. 48 Stunden nach der Injektion von Karminpulver in der dorsalen Mittellinie aufgeschnitten. Natürliche Größe.

l, Lymphdrüse (roth).

Fig. 3. Perichaeta indica. Ein Lymphdrüsenpaar mit einem Theile des Dorsalgefäßes (*dg*) und des Dissepimentes (*di*) herauspräparirt. Schwache Vergrößerung.

l, Lymphdrüse; *b*, Borsten von Leukocyten umgeben an der Lymphdrüse.

Fig. 4. Perichaeta indica. Borsten in einer Lymphdrüse. Wie Fig. 3.

Fig. 5. Junge Perichaeta, fixirt mit HERMANN'scher Platinchlorid-Osmiumsäure, gefärbt mit Safranin. Querschnitt durch ein Lymphdrüsenpaar. Vergrößerung 200 ×.

l, Lymphdrüse; *dg*, Dorsalgefäß; *hf*, Leibeshöhle des folgenden Segmentes; *o*, Öffnung im Dissepiment; *n*, Segmentalorgane; *lc*, Leukocyten; *ct*, todte Chloragogenzellen; *m*, Muskulatur.

Fig. 6. Perichaeta indica. 5 Stunden nach der Injektion von frischem Blut von Mus musculus konservirt in Sublimat mit Essigsäure. Schnitt durch ein Stück Blutgerinnsel in der Leibeshöhle. Gefärbt mit Hämalaun und Eosin. Vergrößerung 530 ×, homogene Immersion.

mb, Mäuseblut; *lc*, Leukocyten, beladen mit rothen Blutkörperchen.

Fig. 7. Perichaeta indica. Wie Fig. 6 und aus demselben Querschnitte. Ein Lymphdrüsenlappen (*l*) und zwei Leukocyten (*lc*), die mit rothen Blutkörperchen beladen sind.

Fig. 8. Perichaeta indica. 48 Stunden nach der Injektion von Karminpulver und Reisstärke konservirt in koncentrirtem Sublimat. Freischwimmende Leukocytengruppe aus der Leibeshöhle. Violett sind die durch Jod gefärbten Stärkekörner, roth die Karminkörner gezeichnet. Vergrößerung 900 ×. Wasserimmersion.

Fig. 9. Allolobophora cyanea. 24 Stunden nach der Injektion von Karminpulver konservirt in Sublimat mit Essigsäure. Querschnitt durch ein Segment aus der mittleren Körperregion. Färbung mit Hämalaun. Vergrößerung 50 ×.

dg, Dorsalgefäß; *bl*, Blutgefäß; *t*, Typhlosolis; *c*, Chloragogenzellen; *d*, Darmepithel; *mt*, mittlerer Theil des Nephridialrohres; *x*, Leukocytenansammlung; *bs*, Ganglienkette; *m*, Muskulatur; *n*, Segmentalorgan, Karminkörnchen roth.

Fig. 10. Allolobophora foetida. 24 Stunden nach der Injektion von Karminpulver und einer Lösung von Ferrum oxydatum saccharatum in 96%igem Alkohol konservirt. Leukocytenmasse mit Einschlüssen von Karmin und Eisen sitzt der Peritonealeinsenkung in der Gegend des ventralen Borstenpaares aus der mittleren Körperregion auf. Querschnitt, gefärbt mit Boraxkarmin. Vergrößerung 270 ×.

x, Leukocytenmasse; *lc*, Gruppe freischwimmender Leukocyten; *bl*, Butgefäß; *m*, Muskulatur, Karmin roth, Eisen blau.

Fig. 11. Lumbricus. Gezeichnet nach einem Präparat von Herrn Akad. A. Kowalevsky. Konservirt wurde das Exemplar nach einer Injektion von Ferrum oxydatum saccharatum in korros. Sublimat. Querschnitt durch eine Schlinge des mittleren Theiles des Nephridialrohres. Gefärbt mit Boraxkarmin. Vergrößerung 700 ×.

mt, mittlerer Theil des Nephridialrohres; *gb*, Gefäßblindsack; Eisen blau.

Fig. 12. Lumbricus rubellus. 48 Stunden nach der Injektion von Karminpulver und Ferrum oxydatum saccharatum (letzteres in Lösung) in 96%igem Alkohol konservirt. Chloragogenzellen. Gefärbt mit Boraxkarmin. Vergrößerung 700 mal. Homogene Immersion.

Eisenhaltiges Protoplasma blau.

Fig. 13. Allolobophora foetida. Einen Monat mit eisenhaltigem Fließpapier gefüttert, darauf konservirt in 96%igem Alkohol. Chloragogenzellen. Gefärbt mit Boraxkarmin. Vergrößerung 700 ×. Homogene Immersion.

Die eisenhaltigen »braunen Körnchen« blau.

Fig. 14. Dendrobaena rubida. Konservirt in Sublimat. Querschnitt durch eine der ventralen Längsfalten der Typhlosolis. Gefärbt mit Hämalaun. Vergrößerung 260 ×.

d, Darmepithel; *bc*, Blutlakune; *c*, Chloragogenzellen; *lc*, Leukocyten.

Fig. 15. Allolobophora cyanea. 48 Stunden nach der Tuscheinjektion konservirt in Sublimat mit Essigsäure. Querschnitt durch einen Theil des Segmentalorgans eines Segmentes aus der mittleren Körperregion. Gefärbt mit Delafield'schem Hämatoxylin. Vergrößerung 550 ×.

nt, Anfangstheil des Nephridialrohres; *mt*, phagocytärer, mittlerer Theil des Nephridialrohres; *a*, Ampulle oder Verbindungsstück des mittleren mit dem drüsigen Abschnitt des Nephridialrohres; *bl*, Blutgefäß; *gb*, Gefäßblindsack; Tuschekörner schwarz.

Fig. 16. Archienchytraeus nasutus. Vier Tage nach der Tuscheinjektion konservirt in Sublimat mit Essigsäure. Längsschnitt eines Segmentalorgans aus der vorderen Körperregion. Gefärbt mit Safranin und Lichtgrün. Vergrößerung 230 ×.

i, Trichter; *f*, Filter; *ag*, Theil des Ausführungsganges; *ds*, Dissepiment; Tuschekörnchen schwarz.

Fig. 17. Archienchytraeus nasutus. Drei Stunden nach der Injektion von lebenden Spermatozoen aus Polycarpa rustica und Tusche in Seewasser

getödtet; konservirt in Sublimat mit Essigsäure. Längsschnitt eines Segmentalorgans aus der mittleren Körperregion. Gefärbt mit Safranin. Vergrößerung 230×.

i, *f*, *ag* und *ds* wie in Fig. 16; *lc*, amöboider Leukocyt; *lc'*, nicht phagocytäre Leukocyten; Tusche schwarz, Spermatozoenstücke roth.

Fig. 18. Euaxes filirostris. Von Herrn Akademiker A. KOWALEVSKY 24 Stunden nach der Injektion von Karminpulver konservirt in Sublimat mit Essigsäure. Längsschnitt eines Segmentalorgans aus der mitteren Körperregion. Gefärbt mit Hämalaun. Vergrößerung 500×.

ds, *i* und *f* wie in Fig. 16; *lc*, Leukocyten; *u*, unbekannte Fremdkörper; Karminkörnchen roth.

Fig. 19. Euaxes filirostris. Wie Fig. 18. *ag* wie in Fig. 16.

Fig. 20. Euaxes filirostris. Von Herrn Akademiker A. KOWALEVSKY eine Stunde nach Injektion einer Reinkultur von Bacillus subtilis konservirt in Sublimat mit Essigsäure. Schnitt durch ein Segmentalorgan aus der mittleren Körperregion. Gefärbt mit Boraxkarmin und Gentianaviolett nach GRAM. Vergrößerung 580×. Homogene Immersion.

f, Filter; *p*, Peritonealzellen; Bacillus subtilis blau.

Fig. 21. Dendrobaena rubida. 48 Stunden nach der Injektion von Karminpulver konservirt in Sublimat mit Essigsäure. Querschnitt durch die dorsale Darmwand mit der Typhlosolis. Gefärbt mit Hämalaun. Vergrößerung 30×.

l, Lymphdrüsen; *d*, Darmepithel; *c*, Chloragogenzellen; *t*, Typhlosolis; *dg*, Dorsalgefäß; *bl*, Blutgefäß; Karminkörnchen roth.

Fig. 22. Dendrobaena rubida. Seitlich ventraler Theil desselben Schnittes wie Fig. 21. Vergrößerung 30×.

d und *t* wie in Fig. 21; *so*, Segmentalorgan; Karminkörnchen roth.

Fig. 23. Allolobophora foetida. 24 Stunden nach der Injektion von Karminpulver mit Ferrum oxydatum saccharatum konservirt in 96⁰/₀igem Alkohol. Querschnitt durch eines der mittleren Körpersegmente, gefärbt mit Boraxkarmin. Vergrößerung 30×.

dg, Dorsalgefäß; *t*, Typhlosolis; *d*, Darmepithel; *c*, Chloragogenzellen; *bs*, Bauchganglienkette; *n*, Segmentalorgan; *x*, wie in Fig. 10; Karminkörnchen roth, Eisen blau.

Fig. 24. Perichaeta indica. 24 Stunden nach der Injektion frischen Blutes von Mus musculus konservirt in Sublimat mit Essigsäure. Querschnitt durch einen Theil der dorsalen Darmwand und eine Lymphdrüse. Gefärbt mit Hämalaun, Pikrin und Eosin. Vergrößerung 150×.

dg, Dorsalgefäß; *hf*, Leibeshöhle des folgenden Segmentes; *l*, Lymphdrüse; *c*, Chloragogenzellen; *d*, Darmepithel; *t*, Typhlosolis; Blutkörperchen von Mus musculus roth.

Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren.

I. Die Organe der Lichtempfindung bei den Lumbriciden.

Von

Dr. Richard Hesse,

Privatdocenten der Zoologie in Tübingen.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Tübingen.)

Mit Tafel XX und einer Figur im Text.

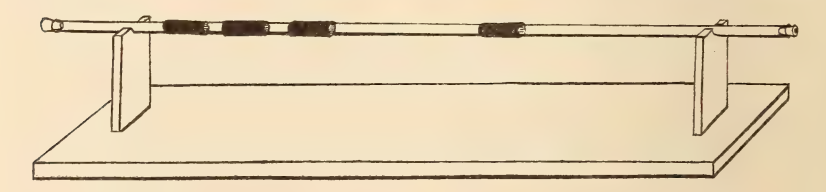
Dass die Regenwürmer gegen Licht empfindlich sind, finde ich zuerst bei HOFFMEISTER (7) erwähnt; er stellt fest, dass sie durch eine noch so vorsichtig genäherte Flamme sofort veranlasst werden sich in ihre Höhle zurückzuziehen. DARWIN (2) erweiterte HOFFMEISTER's Beobachtungen, indem er verschieden starkes Licht zu seinen Versuchen benutzte, und die Einwirkung desselben auf die Würmer je nach ihren verschiedenen Beschäftigungen verschieden fand: sie werden viel weniger durch Licht gestört, wenn sie fressen und Blätter in ihre Höhlen ziehen, vor Allem aber während der Begattung. HOFFMEISTER eben so wie DARWIN geben an, dass das Vorderende der Sitz der Lichtempfindung sei, wo »die vom Schlundringe ausgehenden Nervenbündel« bezw. die Gehirnganglien liegen. HOFFMEISTER sagt: »Ein Wurm, der mit dem Kopfe in das Loch seines Nachbars gedrungen oder unter einem Stückchen Holz versteckt war, vertrug die allerstärkste Annäherung der Flamme, verschwand aber sogleich, sobald er den Kopf erhoben hatte.«

Später hat auch GRABER (3, 4) bei seinen Versuchen über den Helligkeitssinn der Thiere sich mit dem Regenwurm beschäftigt. Er kam dabei zu dem Ergebnis, dass das Thier lichtempfindlich sei, dass aber diese Lichtempfindlichkeit nicht auf das Vorderende beschränkt, sondern über den ganzen Körper ausgedehnt sei.

Graber beobachtete die Würmer nicht in der freien Natur, an ihren Löchern, sondern er brachte sie unter künstliche Versuchsbedingungen. Auf dem Boden eines Kastens mit vorderer Glasscheibe, dessen eine Hälfte verdunkelt wurde, vertheilte er eine größere Anzahl von Versuchsthieren gleichmäßig und untersuchte nach längeren Zwischenräumen, etwa einer Stunde, die Vertheilung derselben auf die verschieden beleuchteten Abtheilungen des Kastens; das Verhältnis der Besucherzahl auf der einen und anderen Hälfte gab dann einen Anhalt, ob die Würmer das Licht oder das Dunkel vorziehen, also für Licht empfindlich sind; so bekam er bei sieben Versuchen auf der dunkeln Seite 210, auf der hellen nur 40 Besucher. Indem er in gleicher Weise mit Würmern verfuhr, denen er die vordersten vier bis fünf Körperringe abgeschnitten hatte, bekam er für dunkel 218, für hell 82 Besucher. Daraus schließt er mit Recht, dass die Lichtempfindlichkeit nicht auf das Kopfende beschränkt ist. Seine Folgerung dagegen, dass die ganze Haut des Regenwurms lichtempfindlich ist, dürfte nicht aus den Versuchen mit Nothwendigkeit hervorgehen. Denn es könnte ja an irgend einem anderen Theile des Körpers die Lichtempfindung ihren Sitz haben. Graber's Folgerung hängt mit der Art seiner Vorstellung über das Zustandekommen der Lichtempfindung eng zusammen; wir werden später darauf zu sprechen kommen. Die Versuche können ferner nur über das Vorhandensein der Lichtempfindlichkeit Aufschluss geben zur Beurtheilung ihrer Stärke sind sie nicht geeignet.

Später hat auch Yung (22) festgestellt, dass sich die Empfindlichkeit für Hell und Dunkel beim Regenwurm nicht auf das vordere Körperende beschränkt, sondern auch der ganzen übrigen Körperoberfläche zukommt. Über den Weg, den er zu diesen Ermittelungen eingeschlagen hat, enthält seine kurze Mittheilung keine Angaben.

Um mir eine möglichst sichere Vorstellung über die Frage zu verschaffen, wie die Lichtempfindlichkeit über den Regenwurmkörper vertheilt sei, machte ich eigene Versuche. Dazu stellte ich mir



folgende Vorrichtungen her (vgl. Abbildung): eine Glasröhre von 55 bis 60 cm Länge wurde mit einer Anzahl röhrenförmiger Blenden aus mattschwarzem Papier versehen, die 4—8 cm lang waren und so eng anlagen, dass sie sich eben noch mühelos hin- und herschieben ließen. So konnte ich in der Röhre durch Verrücken eines oder mehrerer Blenden an einer beliebigen Stelle und auf wechselnde Erstreckung Helligkeit oder Dunkelheit herstellen, und dadurch

jeden Theil eines in der Röhre befindlichen Wurmes beleuchten oder beschatten. Solcher Röhren richtete ich mehrere her von verschiedener Lichtung je nach der Dicke der zur Untersuchung dienenden Würmer. Damit bei den Versuchen die Wirkung von Erschütterungen ausgeschlossen bliebe, musste ich der Röhre eine möglichst feste Unterlage geben. Ich befestigte dazu auf einem länglichen Brett in der Entfernung von etwa $^1/_2$ m von einander zwei hölzerne Stützen, über welche die Röhre gelegt werden konnte; die Stützen wurden oben mit einer tiefen Einkerbung versehen, in die die beiden Enden der Röhre gelegt wurden; zwischen die Röhre und ihre Unterlage wurde stets eine Lage Baumwolle eingeschaltet derart, dass der Raum zwischen Röhre und Einkerbung dicht ausgefüllt war, und die Röhre wurde schließlich an jedem Ende an die Stützen festgebunden. Das Brett, das die Grundlage des Ganzen bildete, wurde durch Beschwerung mit Gewichten möglichst festgelegt. So konnte ich Verschiebungen der Papierringe vornehmen, ohne dass eine merkliche Erschütterung der Röhre eintrat.

Ich stellte nun die Versuche in der Weise an, dass ich einen Regenwurm in eine solche Röhre brachte, die zuvor innen angefeuchtet war; sie wurde jeweils etwas weiter ausgewählt als die Dicke des Wurmes betrug. Nachdem der Wurm zur Ruhe gekommen war, wobei er gewöhnlich unter dem Schutze der an einander gerückten Blenden lag, ließ ich durch Verschieben der letzteren Licht, und zwar gewöhnlich diffuses Tageslicht, auf die verschiedenen Theile seines Körpers einwirken und beobachtete das Verhalten des Wurmes.

Zu meinen Versuchen benutzte ich hauptsächlich Lumbricus herculeus; doch machte ich die Grundversuche auch mit Allolobophora arborea und rosea. Ich fand dabei Folgendes: Beleuchten des Vorderendes mit gewöhnlichem Tageslicht bewirkt ein fast augenblickliches Zurückziehen desselben in die Dunkelheit; nicht ganz so schnell wie das Vorderende, aber immerhin rasch, entzog sich das Hinterende dem Lichtreiz. Theile des Mittelkörpers blieben verschieden lange (2, 10, 15 Minuten) im Lichte liegen und wurden dann nur langsam fortgezogen. Es ließ sich desshalb nicht entscheiden, ob die schließliche Fortbewegung wirklich eine Folge der Belichtung war; auch waren die Versuchsbedingungen zu sehr verwickelte, weil ja das Thier durch Fortziehen einer Körperstelle stets eine andere dem Lichte hätte aussetzen müssen. Diesen Schwierigkeiten entging ich in der Weise, dass ich an einem Wurme

das hintere Viertel durch einen Schnitt abtrennte, und die gleichen Versuche wie vorher an den überlebenden und sich kräftig bewegenden Theilstücken anstellte. Am vorderen Stücke fand ich beim Kopfende schnelle Beantwortung des Reizes wie gewöhnlich; drei Ringe des Schnittendes jedoch, die jetzt durch einfache Einziehung aus dem Bereiche des Reizes hätten gebracht werden können, zeigten bis zu einer viertel Stunde keine Bewegung, sondern blieben ruhig im Lichte liegen. Eben so zeigte am hinteren Stücke das Schwanzende deutlichste Reizbarkeit: es war binnen drei Sekunden stets der Lichtwirkung entzogen; das Schnittende aber zeigte für Lichtreiz keine merkbare Empfindlichkeit.

Jedoch wäre es ja möglich, dass der durch den Schnitt hervorgerufene Schmerz den Lichtreiz übertäubt und so die Reaktion verhindert hätte. Ich stellte daher folgenden Gegenversuch an: einem Wurme schnitt ich die Spitze der an Nerven und Sinnesorganen außerordentlich reichen Oberlippe ab; doch blieb die Lichtempfindlichkeit des Kopfendes. Ich trennte darauf auch den Rest der Oberlippe durch einen Schnitt vom Körper; auch jezt zeigte das Vorderende des Körpers immer noch deutliche Lichtempfindlichkeit, wenn auch die verminderte Schnelligkeit der Rückzugsbewegung auf einen geringeren Grad von Reizbarkeit zu deuten schien.

Wenn der Wurm nun nach dem Zerschneiden bei Beleuchtung der Schnittenden keine Rückzugsbewegungen ausführte, so wäre es doch übereilt, daraus zu schließen, dass an diesen Theilen, durch welche der Schnitt ging, überhaupt keine Lichtempfindlichkeit vorhanden sei. Man kann daraus nur folgern, dass an dem Kopf- und Schwanzende, wo eine Rückzugsbewegung bald und deutlich eintrat, die Empfindlichkeit gegen Licht bedeutend größer sei als an den durchschnittenen Stellen.

Ob nun auch den übrigen Körpertheilen Lichtwahrnehmung zukomme, musste jetzt durch die Versuche geprüft werden. Graber hat schon nachgewiesen, dass nicht das Vorderende allein Träger der Helligkeitsempfindung sei, indem er feststellte, dass Regenwürmer, denen das »cerebrale« Körperende abgeschnitten war, immer noch deutlich das Dunkel dem Hellen vorzogen (218 gegen 82 Besucher, Verhältnis 2,64). Da ich nun auch am Hinterende eine besondere Lichtempfindlichkeit nachgewiesen hatte, so musste ich auch dieses ausschalten. Ich machte daher folgenden Versuch: in einem zur Hälfte hellen, zur Hälfte dunkeln Kasten vertheilte ich gleichmäßig eine Anzahl Regenwürmer, denen ich sowohl die vier

bis fünf vordersten, wie auch die zehn hintersten Ringe abgeschnitten hatte; indem ich von Stunde zu Stunde nachsah und dann jedes Mal die gleichmäßige Vertheilung von Neuem herstellte, erhielt ich ein Ergebnis, das deutlich auf eine Bevorzugung des Dunkel vor dem Hellen hinwies (107 gegen 31 Besucher, Verhältnis 3,45). Noch deutlicher zeigte sich die gleiche Wirkung, als ich 18 eben so zugerichtete Würmer sämmtlich in die helle Abtheilung legte; nach $^3/_4$ Stunden hatten sie sich alle bis auf einen in die dunkle Abtheilung zurückgezogen. Ich muss bemerken, dass ich dabei keine andere Beleuchtung als gewöhnliches Tageslicht anwandte; mein Versuchskasten stand 60 cm entfernt von einem nach Norden schauenden Fenster; direktes Sonnenlicht war durchaus ausgeschlossen, wurde auch nicht etwa von gegenüberliegenden hellen Häuserwänden zurückgeworfen.

Es kam mir schließlich darauf an, den Unterschied in der Beantwortung des Reizes bei unverletzten Würmern den kopf- und schwanzlosen gegenüber zu untersuchen. Ich beobachtete daher bei beiden die Zeit, bis zu welcher die Reaktion eintrat. Von 21 unverletzten Würmern, welche in die helle Abtheilung des Versuchskastens eingesetzt wurden, waren nach acht Minuten 18 im Dunkeln, einer auf dem Wege dorthin, einer suchte tastend in der hellen Abtheilung herum, einer schließlich hatte sich mit seinem Vorderende in ein Erdloch eingegraben. Bei Wiederholung des Versuches waren nach vier Minuten 13 Würmer im Dunkeln, die übrigen acht, die noch in der hellen Abtheilung waren, hatten sämmtlich ihre Vorderenden in Erdlöcher gesteckt, oder unter den Leibern ihrer Nachbarn verborgen. Weitere Versuche gaben ähnliche Ergebnisse. — Andererseits wurden 16 Regenwürmer, deren Kopf und Schwanz abgeschnitten war, in die helle Abtheilung des Versuchskastens gelegt; nach acht Minuten waren zwei ganz, zwei halb im Dunkeln; nach 18 Minuten lagen sechs dort, nach 30 Minuten auch nur sechs und einer auf dem Wege aus dem Dunkeln ins Helle, mit der Vorderhälfte im Hellen; nach 40 Minuten lagen acht, nach 50 Minuten zehn, nach $1^1/_2$ Stunden zwölf und einer mit seiner Hinterhälfte im Dunkeln. — Der Unterschied in den Ergebnissen dieser zwei Versuchsreihen ist augenfällig, und er ist so groß, dass man nicht annehmen kann, die Verletzung allein habe die Verminderung der Reizbarkeit bewirkt. Die operirten Würmer zeigten sich durchaus nicht stumpf, und durch vorheriges Eintauchen in Wasser war ihre Lebhaftigkeit noch gesteigert; dass einer derselben aus dem Dunkeln ins Helle

zurückkroch, weist ebenfalls auf geringere Helligkeitswahrnehmung. Ich ziehe aus den Versuchen den Schluss, dass die Regenwürmer am ganzen Körper Empfindlichkeit gegen Lichteindrücke besitzen, dass diese aber am Hinter- und ganz besonders am Vorderende bedeutend gesteigert ist.

Wie kommt nun die Lichtwahrnehmung bei diesen Würmern zu Stande? Man hat sich darüber schon vielfach Gedanken gemacht, und häufig wird der Regenwurm angeführt als »augenloses« Thier, das dennoch Licht wahrnimmt.

Darwin (2) sagt: »Da diese Thiere keine Augen haben, so müssen wir annehmen, dass das Licht durch ihre Haut hindurchtritt und in irgend einer Weise ihr Gehirnganglion reizt.« Einer ähnlichen Ansicht scheint Hoffmeister (7) zu sein, da er betont, dass nur die zwei ersten Ringe, »an denen die vom Schlundganglion ausgehenden Nerven liegen«, Licht wahrnehmen können.

Graber (4) geht näher auf unsere Frage ein. Er erörtert drei Möglichkeiten, wie die »durch die Haut vermittelten« Lichtempfindungen bewirkt werden könnten: 1) das Licht wirkt als Wärme; 2) das Allgemeingefühl wird durch chemische Umsetzungen beeinflusst; 3) es handelt sich um eine »dermatoptische Wirkung«, wobei das Licht als solches, analog der Wärme, direkt zur Empfindung gelangt. Die Annahme einer Wärmewirkung konnte Graber durch Versuche direkt als unhaltbar nachweisen; eine photochemische Wirkung, etwa durch Vermehrung der Kohlensäureabscheidung, sucht er unwahrscheinlich zu machen und entscheidet sich für die dritte der angegebenen Möglichkeiten; für diese unmittelbare Hautempfindung spricht der Umstand, dass das Licht oft momentan wirkt, wobei die Einwirkungsdauer zu kurz ist, als dass chemische Zersetzungen eintreten könnten. Auf die Schwächen der Graber'schen Erklärungen mit Rücksicht auf die Lichtempfindlichkeit geblendeter Augenthiere einzugehen, ist hier nicht der Ort. Für die Regenwürmer krankt Graber's Theorie vor Allem an einem Fehler: er stellt die »augenlosen« Würmer ohne Weiteres auf die gleiche Stufe mit den geblendeten Augenthieren (bei seinen Versuchen Tritonlarven), und ohne die Frage zu erörtern, ob dieselben nicht besondere Organe für die Lichtwahrnehmung hätten, setzt er vielmehr ohne Weiteres das Gegentheil voraus. Er führt aus: Da die Augen nur der Lichtperception besonders angepasste Theile der Haut sind, so muss die Haut, ehe es zur Ausbildung jener besonderen Einrichtungen

kam, eine gewisse Empfindung für die in Rede stehenden Einflüsse besessen haben. Bei augenlosen Thieren, die dennoch Licht wahrnehmen, ist nach seiner Vermuthung diese Reizbarkeit der Haut für Lichteindrücke erhalten geblieben; die Haut als solche ist hier die Trägerin der Lichtwahrnehmung, gleichsam ein — wenn auch nur schwach reizbares — großes Sinnesorgan.

Diese Annahme Graber's ist nicht schwer zu widerlegen. Wenn sie zu Recht bestünde, müsste die Lichtwahrnehmung an allen Hautstellen gleich groß sein, und die Wirkung der Belichtung sich steigern mit der Zunahme der belichteten Fläche. Graber hat selbst diesen Einwurf anerkannt und desshalb die Widerlegung der Ansichten Hoffmeister's und Darwin's, welche die Lichtempfindlichkeit auf das Vorderende beschränkt glaubten, als wichtige Stütze seiner Anschauung betrachtet. »Hätten die genannten Forscher wirklich Recht, — sagt er p. 215 — so dürfte man streng genommen, nicht mehr von photosomatischen Reaktionen der augenlosen Thiere sprechen und wäre insbesondere auch nicht zu erwarten, dass die Haut als solche bei den mit Augen versehenen Thieren irgend welche Lichtempfindlichkeit besitze.« Nun habe ich oben gezeigt, dass wirklich die Lichtempfindlichkeit am Vorder- und Hinterende stärker ist als an den übrigen Körperstellen. Damit wäre also der Anschauungsweise Graber's von der dermatoptischen Lichtwirkung die Grundlage entzogen.

Nagel (15) endlich nimmt an, dass die Lichtreize vom Regenwurm durch Sinnesorgane wahrgenommen werden, die zugleich noch andere Reizarten zur Wahrnehmung bringen, also unter seinen Begriff der Wechselsinnesorgane fallen. »Da der Regenwurm in seiner Haut zweifellos mechanischen, chemischen, thermischen und Lichtsinn besitzt, und hierfür nur zweierlei Organe (einzelne Sinneszellen und Knospen) vorhanden sind, sind diese jedenfalls Wechselsinnesorgane.« Er hält es ferner für nicht unwahrscheinlich, dass die einzelnen Sinneszellen und die Sinnesknospen gleiche Funktion hätten, letztere nur in entsprechendem Maße empfindlicher wären. Nun ist die Verbreitung der Sinnesknospen über den Körper durch die Untersuchungen Cerfontaine's, meine eigenen und besonders die Fanny E. Langdon's (11) genau bekannt. Wenn diese Knospen zugleich chemische und Lichtreize wahrnehmen, so muss der Unterschied in der Empfindlichkeit der verschiedenen Körperstellen für Geschmacksreize ganz der gleiche sein wie für Lichtreize, da die Zahl der wahrnehmenden Organe für beide gleich ist. Für Geschmacksreize lässt sich die

verschiedene Empfindlichkeit der einzelnen Körperstellen leicht ermitteln nach einem von NAGEL angegebenen Verfahren: man stellt fest, in welcher Verdünnung ein Schmeckstoff, z. B. Chininlösung, an den zu prüfenden Stellen noch einen sichtbaren Reiz ausübt. Beim Regenwurm wurden nach meinen Befunden die Körperringe (hinter dem Gürtel) noch gereizt durch eine Chininlösung von 2 pro mille, das Schwanzende zuckte noch bei 0,4 pro mille, das Kopfende bei 0,3 pro mille. Die Zahlen dürften im geraden Verhältnis stehen zu der Menge der vorhandenen Sinnesknospen, wenn man die Angaben der LANGDON zu Grunde legt, dass sich auf der Oberlippe 1900, auf dem zehnten Segment 1200, auf dem 56. Segment noch 700 Sinnesknospen finden und bedenkt, dass diese, nach Maßgabe der verschiedenen Größe jener Theile, auf der Oberlippe etwa zehnmal so dicht stehen müssen wie auf einem Körpersegment. Die Lichtreize lassen sich nun freilich nicht in gleicher Weise abstufen. Wenn man aber überlegt, dass bei meinen Versuchen in der Röhre Kopf- und Schwanzende der Würmer bei Belichtung schnell eingezogen wurden, dass dagegen die Körperringe keine Bewegungen zeigten, so scheinen doch an den verschiedenen Körperstellen die Wahrnehmungsunterschiede für Lichtreize andere zu sein als für Geschmacksreize. Es dürften daher wohl kaum die gleichen Organe beiden Wahrnehmungen dienen.

Die letzten Ausführungen würden kaum ausschlaggebend sein, wenn ich sie nicht durch anatomische Beobachtungen stützen könnte. Ich habe nämlich bei den Regenwürmern einzelne Sinneszellen und Anhäufungen von solchen gefunden, die ich als Organe der Lichtwahrnehmung auffassen muss.

Alle im Folgenden geschilderten Befunde sind an Präparaten gemacht, die, nach Fixirung in Pikrinschwefelsäure oder Sublimat, auf dem Objektträger mit Hämalaun (nach PAUL MAYER) gefärbt wurden.

Man findet nämlich in der Epidermis der Regenwürmer eigenthümliche Zellen (Fig. 1—8), deren bisher noch Niemand Erwähnung gethan hat. Dieselben zeichnen sich vor den übrigen Epidermiszellen dadurch aus, dass ihr Plasma heller, ihr Kern etwas größer und mehr rund ist; besonders aber, und das ist für die Zellen bezeichnend, enthalten sie alle in ihrem Plasma eigenthümliche Gebilde: es sind abgegrenzte Stellen des Plasmas, deren Ränder mit Hämalaun sich dunkel färben, deren Inneres etwas heller bleibt. Zwischen dem dunkel gefärbten Äußern und dem hellen Innern ist keine scharfe Grenzlinie, eben so tönt sich die Farbe des dunklen

Randes nach außen allmählich ab. Die Gestalt dieser »Binnenkörper«, wie ich sie nennen will, ist bei den verschiedenen Arten eine verschiedene, und ist öfter so bezeichnend, dass man daran erkennen kann, von welcher Wurmart ein Präparat genommen ist. So finden wir runde, eirunde, langgestreckte, gerade oder gewundene, ja selbst einfach oder mehrfach verzweigte Binnenkörper in den besprochenen Zellen. Bei der gleichen Art wechselt die Gestalt der Binnenkörper etwas mit der Gestalt der Zellen; sie sind länglich in säulenförmigen, kürzer und kompakter in rundlichen Zellen. Die Binnenkörper nehmen in der Zelle gewöhnlich die Mitte ein, und dadurch werden die Zellkerne gegen den Rand der Zelle hingedrängt (Fig. 1—8). In den mehr säulenförmigen Zellen liegt der Binnenkörper meist gegen die Peripherie zu, der Kern basal; doch findet man bisweilen auch das umgekehrte Verhältnis (Fig. 5*b* u. 6*c*); in den querliegenden Zellen liegen Binnenkörper und Kern neben einander (Fig. 7*d*).

Die Zellen zeichnen sich weiterhin durch eigenthümliche Lagerung in der Epidermis aus; ich habe nie beobachten können, dass eine solche Zelle bis ganz an die Cuticula heranreichte; nur selten erstreckte sich eine so weit nach außen, dass sie etwa $^3/_4$ der Epithelhöhe einnahm; meist waren sie etwa halb so hoch als die übrigen Epithelzellen, oft niedriger, dabei aber von bedeutend größerer Breite als ihre Nachbarzellen. Ja ich habe nicht selten Fälle beobachtet, wo eine solche Zelle mit ihrer längeren Achse parallel der Basis des Epithels lag (Fig. 7*d*). Es finden sich somit eine Reihe von Übergängen von Zellen, die nach ihrer schlanken Form und ihrer Lage noch sehr an die Epithelzellen erinnern, zu solchen, welche wie Fremdlinge im Epithel erscheinen, und von den übrigen Zellen desselben durchaus abweichen. Bei den einzelnen Arten herrscht meist die eine oder andere der geschilderten Formen vor.

Bei genauer Durchmusterung der Schnitte findet man nicht gerade selten die Zellen so getroffen, dass an ihrem basalen Ende eine Ausziehung in einen feinen Faden sichtbar ist (Fig. 1, 4, 5, 6*a* u. *b*). Ich halte diesen Faden für eine Nervenfaser. Zwar ist es mir nicht gelungen, die Zellen mit der daransitzenden Faser durch die Golgi'sche Methode zu färben und so die Faser auf längere Erstreckung darzustellen. Aber man beobachtet diese Fortsetzung in eine Faser doch so häufig, dass ich nicht daran zweifeln kann, dass sie typisch zu unseren Zellen gehört. Öfters sah ich sie auch in der Basis des Epithels ziemlich weit verlaufen (Fig. 4), wie man das bei den mit

Silber imprägnirten Sinneszellen des Regenwurms beobachtet. Die Zellen wären somit Nervenzellen, eine Annahme, für die ich sogleich weitere Stützen anführen werde.

Ich suchte nach diesen Zellen bei folgenden Arten von Lumbriciden: Lumbricus herculeus Sav., L. rubellus Hoffm., L. castaneus Sav. (= purpureus Eisen); Allolobophora foetida Sav., A. rosea Sav. (= mucosa Eisen), A. putris Hoffm. Subspecies arborea Eisen, A. caliginosa Sav. (= trapezoïdes Dug.), A. complanata Dug.; Allurus tetraëdrus Sav. und Criodrilus lacuum Hoffm. Bei allen diesen Würmern fand ich die gesuchten Zellen, mit Ausnahme von Criodrilus lacuum Hoffm.

Die Vertheilung dieser Zellen im Körperepithel ist keine gleichmäßige; vielmehr finden sie sich bei allen Arten, wo ich sie beobachtete, am zahlreichsten in der Oberlippe; in den zunächst darauf folgenden Segmenten sind sie bei Weitem seltener. — Am Schwanzende findet sich wiederum eine stärkere Anhäufung der Zellen, wenn sie dort auch nicht so reichlich vorhanden sind, wie in der Oberlippe. Die Vertheilung unserer eigenartigen Zellen am Schwanzende ist bei den verschiedenen Formen eine verschiedene: so liegen bei Lumbricus purpureus, Allurus tetraedrus und bei Allolobophora caliginosa nur im letzten Segmente eine größere Anzahl von diesen Zellen, während sie in den vorhergehenden Schnitten spärlich sind; bei Lumbricus castaneus z. B. zeigt eine Reihe von 92 Längsschnitten, die einer 0,92 mm dicken Scheibe entsprechen, im letzten Segment 33 von unseren Zellen, in zwei Gruppen rechts und links von der senkrechten Afterspalte vertheilt; in den drei vorhergehenden Segmenten dagegen fand ich der Reihe nach nur 5, 2, 2 solcher Zellen. Bei Lumbricus herculeus und L. rubellus dagegen waren auch noch die nächsten Ringe vom Schwanzende nach vorn reichlicher mit unseren Zellen ausgestattet: bei Lumbricus herculeus zählte ich auf 141 Längsschnitten (einer Scheibe von 1,41 mm Dicke entsprechend) im Epithel des letzten, vor- und drittletzten Segmentes der Reihe nach 64, 47, 34 Zellen; bei L. rubellus auf 115 Längsschnitten (= einer 1,15 mm dicken Scheibe) in den fünf letzten Segmenten, von hinten nach vorn der Reihe nach 26, 40, 24, 9, 5 Zellen. Dieser Vertheilung entspricht ein anatomischer Unterschied: bei jenen erstgenannten Würmern ist das Schwanzende stumpf abgesetzt, und wird von dem letzten Ring allein gebildet, bei den letzteren jedoch spitzt sich dasselbe etwas zu, und es gehen etwa die vier hintersten Segmente in seine Bildung ein. — An den mittleren

Körperringen sind die Zellen nur in sehr geringer Anzahl vorhanden; doch finden sich auch dort einzelne; so habe ich sie bei Lumbricus herculeus dicht hinter dem Gürtel und 2 cm vor dem Schwanzende gefunden (an der einen Stelle drei, an der anderen fünf in einer Reihe von Querschnitten).

Die in diesem Abschnitt angegebenen Zahlen können keinen Anspruch auf Genauigkeit machen. Besonders da, wo unsere Zellen selten sind, lässt sich bei den großen Epithelstrecken, die man mit starker Vergrößerung durchmustern muss, kaum vermeiden, dass man eine Anzahl derselben übersieht. Doch haben die gemachten Angaben immerhin den Werth von Verhältniszahlen.

Bei einigen Arten beschränken sich diese Zellen mit den eigenartigen Binnenkörpern nicht auf die Epidermis, sondern sie finden sich auch nach innen von derselben, im Inneren des Wurmkörpers. In dieser Lage kommen sie vor im Kopflappen bei den drei untersuchten Lumbricusarten, bei Allolobophora foetida und bei Allurus tetraëdrus; im letzten Segment fand ich dieselben nur bei Lumbricus herculeus und rubellus, in anderen Segmenten niemals.

Die besprochenen Zellen haben in der Oberlippe eine ganz bestimmte Lage. Sie liegen nämlich den Ästen der Kopfnerven an, die zu dem Epithel hinziehen, und zwar nicht vereinzelt, sondern in größerer Anzahl, in Haufen von 3 oder 4 bis zu 20 und mehr (Fig. 11—14). Die kleineren Zellanhäufungen finden sich meist an den dünneren Ästen der Nerven, oft dicht unter dem Epithel; größere Haufen liegen gewöhnlich an den dickeren Nerven besonders an den Stellen, wo die von dem Epithel herkommenden Ästchen sich vereinigen. Die einzelnen Zellen haben hier natürlich, den Raumverhältnissen entsprechend, eine etwas andere Gestalt als im Epithel: sie pressen sich gegen einander und werden dadurch mehr polygonal. Doch gleichen sie in allen übrigen Eigenschaften den Zellen, die im Epithel liegen; die Binnenkörper vor Allem sind bei den einzelnen Arten hier völlig eben so beschaffen wie im Epithel. Fortsätze freilich konnte ich an diesen Zellen nicht verfolgen, was wohl seinen Grund hat in ihrem dichten Zusammenliegen. Ihr steter Anschluss an den Verlauf der Nerven spricht sehr für ihre Natur als Nervenzellen. Der Nerv zieht zwischen diesen Haufen geraden Wegs durch (Fig. 11); die Fortsätze der Zellen, die man als vorhanden annehmen muss, gesellen sich wahrscheinlich centripetal verlaufend zu den Fasern des Nerven. Die einzelnen Zellhaufen sind von einer Hülle umzogen, die sie eng zusammenhält.

In den großen Oberlippen der Lumbricusarten und von Allolobophora foetida liegen diese Zellhaufen nur in den Randtheilen der Längsschnitte (Fig. 21 meiner früheren Arbeit [6]); in der viel kleineren Oberlippe von Allurus tetraëdrus erstrecken sie sich bis in die Mitte des Oberlippenraumes (Fig. 13 und 14). Um einen Begriff von der Vertheilung dieser Gebilde bei Allurus zu geben, habe ich in Fig. 14 ein Schema gezeichnet, in das die Nerven einer Oberlippenhälfte mit den anliegenden Zellhaufen eingetragen sind. Der Deutlichkeit wegen mussten die drei Äste, in die sich der Kopfnerv der betreffenden Seite spaltet, etwas gegen einander verschoben werden: der am weitesten nach außen liegende dünnste Theil ist nach oben gerückt, ihm folgt der zu mittelst gezeichnete, und darauf der innerste zu unterst, beide im Schema der Raumvertheilung wegen etwas nach unten geschoben. Man sieht an dem Schema auch, dass sich unsere Zellhaufen an der Ventralseite der Oberlippe nicht weit nach hinten erstrecken.

Bisweilen findet man bei Lumbricus herculeus eine vereinzelte Zelle mit Binnenkörper auch in dem weiteren Verlaufe der Kopfnerven nach dem oberen Schlundganglion, im ersten oder zweiten Segmente des Wurmes. Anhäufungen solcher Zellen jedoch bleiben stets auf die Oberlippe beschränkt.

Im letzten Segment von Lumbricus herculeus und rubellus fand ich jederseits einen Haufen der besprochenen Zellen in ähnlicher Lagerung wie in der Oberlippe; auch hier liegen sie nicht weit von der Epidermis, angelehnt an einen Nervenstrang, der vom letzten Bauchganglion zum Epithel führt.

Solche Zellhaufen habe ich früher (6) schon in der Oberlippe von Lumbricus herculeus gefunden, ohne zugleich die entsprechenden Zellen im Epithel zu sehen; ich habe sie dort in Fig. 17 und 18 abgebildet und in Fig. 21 und 22 ihre Vertheilung näher dargestellt. Die Deutung als Reflexcentren, die ich dort in Erwägung zog, ist jedoch eine verfehlte, wie schon daraus hervorgeht, dass die gleichen Zellen, wie in jenen Anhäufungen, auch im Epithel vorkommen. Die LANGDON hat später das Vorhandensein dieser Zellanhäufungen in der Oberlippe bestätigt.

Damit ist jedoch das Vorkommen unserer Zellen noch nicht erschöpft. Bei allen den Arten, bei denen nach innen vom Epithel im Kopflappen Zellen mit Binnenkörpern vorkommen, also bei den drei untersuchten Lumbriciden, bei Allurus tetraëdrus und Allolobophora foetida finden sich im oberen Schlundganglion (Gehirnganglion) zahlreiche Zellen, die in dem Vorhandensein eines Binnenkörpers ganz unseren bisher beschriebenen Zellen entsprechen (Fig. 15 *lz*); auch

bei Allolobophora complanata habe ich einige solche Zellen an der bezeichneten Stelle gefunden.

Im Gehirnganglion liegen die eigenartigen Zellen in besonderer Weise vertheilt. Wir finden diese Ganglien bei den Regenwürmern zusammengesetzt aus einem äußeren zelligen Theil, der eine innere »Punktsubstanz« umgiebt. In der äußeren Zellhülle liegen unsere Zellen, und zwar ziemlich weit nach der Oberfläche des Ganglions zu. Sie sind aber auch hier nicht gleichmäßig vertheilt, sondern sind einerseits auf das hintere obere Ende eines Längsschnittes beschränkt (Fig. 15), andererseits finden sie sich nur in den nach außen gekehrten Theilen des Doppelganglions. Bei Lumbricus castaneus zählte ich auf der einen Seite 18, auf der anderen 20 solche Zellen, und zwischen den innersten Zellen der beiden Gruppen lagen 37 Schnitte, entsprechend einem Zwischenraum von 0,37 mm; bei L. herculeus zählte ich auf der einen Seite 37, auf der anderen 41 Zellen, bei Allurus 12 bezw. 16, bei Allolobophora foetida 5 bezw. 8.

Die Lage unserer sonderbaren Zellen im Gehirn, mitten zwischen den Ganglienzellen, bildet eine deutliche Bestätigung unserer Annahme, dass wir in ihnen Nervenzellen zu sehen haben.

Unsere Zellen sind im Epithel des Kopflappens am zahlreichsten bei den Arten, die keine Zellanhäufungen unter dem Epithel besitzen, vor Allem bei Allolobophora caliginosa und complanata. Am wenigsten zahlreich fand ich sie im Epithel bei Allurus tetraëdrus.

Wie schon mehrfach angeführt, sind die Formen der Binnenkörper innerhalb derselben Art, auch bei Zellen verschiedener Lage, einander ähnlich, bei den verschiedenen Arten jedoch verschieden. Die Binnenkörper bei den im Gehirn gelegenen Zellen sind allerdings meist etwas einfacher als bei den anderen. Ich gebe im Folgenden eine kurze Beschreibung der Form der Binnenkörper.

Lumbricus herculeus (Fig. 6*a*—*c* und 9): Die Binnenkörper sind meist kugelig oder eiförmig, bisweilen etwas mehr in die Länge gezogen und dann öfters gebogen; ihre Größe ist meist bedeutend.

Lumbricus rubellus (Fig. 7*a*—*d* und 10): Diese Form zeigt die sonderbarsten Binnenkörper; sie sind durchwegs langgestreckt, lang wurstförmig, dabei meist nicht gerade, sondern haken-, bogen- oder S-förmig gewunden; bemerkenswerth ist, dass sie sich häufig ein oder mehrere Male verästeln, und diese Äste können sich wieder mit einander vereinigen, so dass Formen zu Stande kommen, wie sie in Fig. 10 dargestellt sind. Die verzwicktesten Formen findet man in den Zellen, die im Kopflappen unterhalb des Epithels liegen.

Lumbricus castaneus (Fig. 5*a* und *b*): Die Form der Binnenkörper ist meist langgestreckt, dabei häufig gebogen, und erinnert im Allgemeinen an die einfacheren Formen bei voriger Art. Verästelungen sind jedoch viel

weniger häufig, und so verzwickte Formen, wie oben geschildert, finden sich nicht.

Allurus tetraëdrus (Fig. 8): Die Binnenkörper sind meist kurz eiförmig, bisweilen etwas langgezogen und selbst gebogen.

Allolobophora foetida (Fig. 4): Die Binnenkörper haben bisweilen verzweigte Gestalt und nähern sich denen von Lumbricus rubellus: meist jedoch sind sie einfach von rundlichem Querschnitt, lang eiförmig oder mehr langgezogen.

Allolobophora caliginosa (Fig. 2): Binnenkörper einfach, eiförmig.

Allolobophora arborea (Fig. 1): Binnenkörper etwa wie bei voriger Art.

Allolobophora complanata (Fig. 3): Die Gestalt der Binnenkörper wechselt nach der Gestalt der Zellen von eiförmigen bis zu ziemlich langgestreckten.

Besondere Schwierigkeiten hat es mir gemacht, bei Allolobophora rosea unsere Zellen aufzufinden; an einigen Präparaten sah ich wenige deutliche solche Zellen von der gewöhnlichen Größe. Bei genauem Durchsuchen zeigten sich dann auf dünnen Schnitten verhältnismäßig kleine Zellen mit Nervenfortsätzen, in ziemlicher Anzahl; ich muss diese den merkwürdigen Zellen, die ich sonst fand, gleichstellen.

Bisher habe ich lediglich meine Befunde geschildert, ohne auf die Bedeutung dieser Zellen einzugehen, die ich als eigenartige Zellen oder Zellen mit Binnenkörpern bezeichnet habe. Nur das Eine habe ich schon betont, dass wir es jedenfalls mit Zellen zu thun haben, die dem Nervensystem angehören. Das geht hervor aus dem Vorhandensein eines längeren fadenartigen Fortsatzes, sowie aus der Lage der Zellen dicht neben den Nervensträngen und im Gehirn. Wenn sie nun alle zu dieser Zellart gehören, so lässt sich die Folgerung kaum vermeiden, dass der für sie so bezeichnende Binnenkörper in Allem die gleiche Bedeutung hat, trotz der Verschiedenheit ihrer Lage, und ich gehe wohl kaum irre, wenn ich annehme, dass dieser Binnenkörper mit der Verrichtung der Zellen im engsten Zusammenhange steht, die Zellen selbst also gleiche Verrichtung haben.

Die nächste Frage, welche zu erledigen wäre, ist die, ob wir es in diesen Nervenzellen mit peripherischen oder centralen Zellen, anders Ganglienzellen oder Sinneszellen, zu thun haben. Entscheidend für die Beantwortung dieser Frage ist offenbar die Lage der Zellen im Epithel. Diese Lage müssen wir unbedingt als die ursprüngliche ansehen; denn sie findet sich bei allen Arten, denen die Zellen überhaupt zukommen, während die Lage unter dem Epithel und im Gehirnganglion nur auf einige Arten beschränkt ist. Diese Lage im Epithel schließt nun die Annahme, dass wir es mit Ganglien-

zellen zu thun hätten, ohne Weiteres aus; denn im Epithel gelegene Ganglienzellen finden wir nur bei den Coelenteraten, nicht jedoch bei höheren Thieren. Sinneszellen dagegen, die unter dem Epithel, ja selbst im Gehirn liegen, sind uns vielfach bekannt; ich brauche nur an die Retinazellen der Wirbelthiere zu erinnern. Wir müssen diese Zellen also durchaus für Sinneszellen halten.

Welchem Sinne aber dienen diese eigenartigen Sinneszellen? Von vorn herein müssen wir bei unseren Erwägungen die chemischen Sinne, Geruch und Geschmack, ausschließen. Sie erfordern, wie sich ohne Weiteres annehmen lässt und wie auch die Durchmusterung der sicher erkannten Geruchs- und Geschmacksorgane in der ganzen Thierreihe zeigt, Zellen, die mit der Oberfläche in Berührung stehen, und sind wahrscheinlich bei den Regenwürmern vertreten durch die Sinnesknospen (die becherförmigen Organe LEYDIG's) und die einzelnen Sinneszellen, falls solche außerhalb der Knospen wirklich vorkommen. Dazu stimmt es ja auch, dass die größere oder geringere Empfindlichkeit einzelner Körperstellen gegen chemische Reize zusammenfällt mit dem Vorhandensein einer größeren oder geringeren Anzahl dieser Organe, wie ich oben gezeigt habe.

Der Tastsinn dürfte schon durch das Vorkommen unserer Zellen im Gehirnganglion ausgeschlossen sein. Doch wäre immerhin denkbar, dass beim ausgestreckten Thiere das Gehirnganglion der Körperwandung dicht anliegt und somit Druckwirkungen auch dorthin gelangen könnten. Wichtiger ist, dass sich beim Regenwurm Organe finden, die bei den Wirbelthieren allgemein als Tastorgane aufgefasst werden: die von SMIRNOW (18) entdeckten, seitdem mehrfach bestätigten (RETZIUS [17], LANGDON [11]) freien Nervenendigungen im Epithel. Auch das spärliche Vorkommen unserer Zellen an den Segmenten des Mittelkörpers hindert uns, sie als Tastzellen anzusehen.

So bleibt uns nur noch der Temperatur- und der Lichtsinn übrig. Zwischen diesen beiden fällt uns in so fern die Wahl schwer, als wir nirgends im Thiereiche sichere Organe des ersteren Sinnes kennen. Man spricht zwar von einem »Wärmeauge« (Zirbel der Reptilien), sucht aber sonst die Wärmeorgane eher in der Verwandtschaft der Tastorgane. Immerhin spricht das Vorkommen unserer Zellen im Gehirnganglien gegen die Annahme, dass sie dem Temperatursinn dienen.

Es bleibt somit von den uns bekannten Sinnen nur der Lichtsinn. Sind nun unsere Sinneszellen derartig, dass sie diesem Sinne dienen können? Bei unserer geringen Kenntnis von den Vorgängen

in den Zellen bleibt uns hier kein anderes Mittel, als in der Thierreihe Umschau zu halten, ob irgendwo ähnliche Zellen zweifellos im Dienste des Lichtsinnes stehen. Solche finden wir bei den Egeln. In den »großen hellen Zellen« LEYDIG's, wie sie sich in den »Augen« der Blutegel finden, haben wir Sinneszellen mit bemerkenswerthen inneren Umbildungen des Plasmas. Durch neuere Untersuchungen von WHITMAN (20), MAIER (13) und MERILL (14) ist nachgewiesen, dass sich diese Zellen zu einem Nervenfortsatz ausziehen, wie unsere Zellen bei den Regenwürmern, und ich kann dies nach eigenen Untersuchungen bestätigen. Dass bei ihnen die dem Binnenkörper unserer Zellen entsprechende Plasmaveränderung sich gegen Farbstoffe unzugänglich erweist, während sie sich beim Regenwurm leicht färbt, kann kaum als Unterschied gelten; ich erinnere nur an die Unterschiede der Färbbarkeit zwischen dem Stratum granulosum und Stratum corneum der menschlichen Haut, die beide doch nur verschiedene Stufen der gleichen Umbildung lebenden Plasmas sind. Wichtig ist ferner, dass die Binnenkörper der Zellen in den Egelaugen auch nicht bei allen Arten gleichgestaltet sind; wenn WHITMAN (19) von den Landblutegeln sagt, dass bei ihnen »dieser Körper bandartig ist und nach verschiedenen Richtungen gebogen, so dass er auf Schnitten oft aus mehreren getrennten Stücken zu bestehen scheint, welche gerade, gebogen oder verschlungen sein können«, so könnte man diese Beschreibung ohne irgend welche Veränderung auf die Binnenkörper unserer Zellen von Lumbricus rubellus übertragen (Fig. 7 und 10). — Auch die Verbreitung der »großen hellen Zellen« der Egel ist eine ganz ähnliche wie die unserer Sinneszellen bei den Regenwürmern. Zwar findet man sie nicht mehr im Epithel, auch nicht im Gehirnganglion; doch hat WHITMAN (21) für Clepsine ihre epitheliale Abstammung nachgewiesen; im Übrigen liegen sie in der gleichen bezeichnenden Weise, wie unsere Zellen bei den Regenwürmern, nahe der Epidermis im Verlaufe der Sinnesnerven, denen sie sich eng anschließen. Die größeren Anhäufungen dieser Zellen sind meist von einem Pigmentmantel umgeben, und werden dann als »Augen« bezeichnet. Wenn jedoch diesen »Augen« Lichtempfindlichkeit eigen ist, so ist diese sicher nicht auf sie beschränkt, sondern kommt auch den übrigen Körpertheilen zu, an denen die hellen Zellen verbreitet liegen.

Nun bezweifelt zwar CARRIÈRE (1, p. 25), dass die Blutegelaugen der Lichtwahrnehmung dienten. Ich bin jedoch in der Lage, dies zu beweisen, so weit man da von Beweis sprechen kann. Ich

habe nämlich beobachtet, dass unter dem Einfluss starker Belichtung die »großen hellen Zellen« der Egelaugen sich verändern; sie nehmen aus den umliegenden Pigmentzellen Farbstoffkörnchen auf und lagern sie in sich ab, gleichsam zum Schutz gegen zu starke Lichtwirkung. Hält man die Egel jedoch längere Zeit in der Dunkelkammer, so verschwinden diese Körnchen wieder. Diese Thatsache, über die ich nächstens nähere Mittheilungen zu machen gedenke, zeigt zur Genüge, dass die Zellen der Egelaugen lichtempfindlich sind.

Könnten nicht aber die besprochenen Zellen der Regenwürmer, so weit sie unter der Epidermis liegen, dem Einflusse des Lichtes entrückt und somit unfähig sein, dasselbe wahrzunehmen? Ich habe den Abstand der fernsten Sehzelle von der Körperoberfläche bei Lumbricus purpureus am zusammengezogenen Wurm zu 184 μ gefunden (bei Allurus 126 μ); die über dem Gehirnganglion gelegene Körperwand ist 161 μ dick, ebenfalls am zusammengezogenen Wurm gemessen. Dem gegenüber fand ich, dass bei Nephelis die untersten Sehzellen 195 μ von der Oberfläche entfernt waren. Interessant ist es auch, folgende Zahlen vom menschlichen Auge anzuführen: die Retinaschicht zwischen der Membrana limitans externa und interna misst über 140 μ; dazu kommen noch Glaskörper, Linse und die über $^1/_2$ mm dicke Cornea, so dass das Licht hier bei Weitem bedeutendere Gewebeschichten durchdringen muss. Der angeführte Einwurf ist also nicht stichhaltig.

Dazu kommt als wichtiges Beweismittel, dass die Lichtempfindlichkeit in dem gleichen Maße über den Körper vertheilt ist wie unsere Sinneszellen. Am Vorderende, wo die Helligkeit am stärksten wahrgenommen wird, finden wir auch unsere Zellen am dichtesten vertheilt. Zahlreich sind sie auch am Hinterende, das sich ja vor dem übrigen Körper ebenfalls durch bedeutendere Lichtempfindlichkeit auszeichnet. Am übrigen Körper, der sich gegen Licht nur dann empfindlich zeigt, wenn er in seiner ganzen Ausdehnung beleuchtet wird, sind unsere Zellen nur spärlich vorhanden.

Die Vertheilung der optischen Reizbarkeit am Regenwurmkörper steht im Zusammenhang mit den Lebensverhältnissen der Würmer. Dass das Kopfende das stärkste Wahrnehmungsvermögen gegen Helligkeit besitzt, erklärt sich leicht durch seine führende Stellung am Körper. Wie aber kann der Wurm von einer hervorragenden Lichtwahrnehmung seines Hinterendes Vortheil haben? Ich denke, dass dies zusammenhängt mit der Art und Weise, wie die Würmer ihre Exkremente ablegen. »Wenn ein Wurm an die Oberfläche kommt, um Erde auszuwerfen, so streckt er den Schwanz vor«, sagt Darwin (2, p. 66) und macht an der gleichen Stelle Angaben, dass der Wurm

»der Sicherheit wegen« dabei vorsichtig zu Werke geht. Offenbar dient in diesem Falle der Lichtsinn zur Sicherung der Thiere. So erklärt sich auch die Verschiedenheit in der Vertheilung unserer Zellen am Schwanzende, worauf ich oben hinwies: die Zellen finden sich nur an den Ringen zahlreich, auf denen sie in der eben geschilderten Lage vom Licht getroffen werden können: also da, wo die Endfläche nur einem Ringe angehört, nur auf diesem, wo sie aber aus mehreren besteht, auf mehreren.

Wir können uns wohl auch eine Vorstellung machen von der Bedeutung der Binnenkörper für die Lichtwahrnehmung. Weit verbreitet in der Thierreihe finden wir an den Sehzellen Umänderungen des Plasmas, meist zu cuticularen Anhängen der Zellen: so die Stäbchen und Zapfen bei den Wirbelthieren, ähnliche Gebilde bei Turbellarien und Trematoden, die Rhabdome bei den Arthropoden, und andere mehr. Sie alle stehen ja zweifellos im Dienste der Lichtwahrnehmung: sie machen wahrscheinlich die Lichtschwingungen für die Sinneszelle, der sie angehören, wahrnehmbar, übersetzen sie gleichsam in eine für sie verständliche Sprache. Ähnliches kann man für die Binnenkörper unserer Zellen annehmen: sie dienen dazu, die Lichtwirkung in gewisser Weise umzuändern, so dass sie für die Zelle wenn nicht überhaupt, so doch in erhöhtem Maße wahrnehmbar wird. Was damit ihre sonderbare Gestalt, wie die gewundenen und verzweigten Bänder bei Lumbricus rubellus, zu thun haben mag, ist schwer zu sagen; vielleicht haben wir es in diesen sonderbaren Gestaltungen nur mit einem Mittel zu thun, die Oberfläche des Binnenkörpers und somit die Berührungsfläche zwischen ihm und dem unveränderten Zellplasma zu vergrößern.

Wir haben also mit großer Wahrscheinlichkeit in den hier beschriebenen sonderbaren Zellen die Organe der Lichtwahrnehmung beim Regenwurm zu sehen. Ich bezeichne daher die Zellen fürderhin als »Lichtzellen«, und ihre Anhäufungen unter der Epidermis als »Lichtzellenknoten«.

Natürlich ist der ganzen Anordnung dieser Zellen entsprechend nicht an eine Wahrnehmung von Bildern der Gegenstände zu denken, eben so wenig wie bei den Egeln. Die Zellen vermitteln lediglich die Empfindung von hell und dunkel; von Bildwahrnehmung könnte nur bei Anordnung der Zellen in einer Fläche und Hinzukommen optischer Hilfsapparate die Rede sein. Auch haben wir durchaus keinen Anhalt dafür, dass das optische Unterscheidungsvermögen des Regenwurms weiter ginge und ein wirkliches Sehen bei ihm wahrscheinlich wäre.

Schon oben habe ich auf die Folgerungen hingewiesen, die man aus der Verbreitung der Lichtzellen ziehen kann. Die Allgemeinheit ihres Vorkommens im Epithel weist darauf hin, dass diese Lage die ursprüngliche ist; dagegen erscheint es als ein abgeleiteter Zustand, wenn sie unter dem Epithel und im Gehirn liegen, und diejenigen Würmer, bei denen dies der Fall ist, stehen mit Bezug auf ihre Lichtempfindungsorgane auf einer fortgeschritteneren Stufe. Wenn wir nun auch keine Lichtzellen finden, welche bis an die Cuticula des Epithels heranreichen, so müssen wir doch annehmen, dass sie von Epithelzellen herstammen, die ursprünglich die gleiche säulenförmige Gestalt hatten wie die übrigen Epithelzellen. So sind denn auch bei den Würmern, deren sämmtliche Lichtzellen noch im Epithel liegen, diese noch mehr säulenförmig (Fig. 1, 2, 3), während da, wo auch unter dem Epithel Lichtzellen liegen, die im Epithel verbliebenen der Mehrzahl nach ebenfalls rundlichere Formen angenommen haben (Fig. 4, 5, 8). Eine solche Verlagerung in die basalen Theile des Epithels ist ja bei Nervenzellen nichts Ungewöhnliches: wir finden Ähnliches in den Sinnesepithelien der Medusen, wir begegnen solchen Vorgängen auch in der Entwicklung der Centralorgane bei den Wirbelthieren. — Die Lichtzellen traten dann im weiteren Verlauf der Entwicklung aus dem Epithel heraus, und zwar folgten sie dabei dem Verlaufe ihres Nervenfortsatzes und somit der Nervenbündel, die vom Epithel ausgehen: sie rutschten gleichsam an diesen Bündeln herab, und bildeten um sie kleine Zellhaufen, die kleineren Lichtzellenknoten. Indem sie dann zum Theil den Nervenbündeln folgten, bis sich diese zu größeren Strängen vereinigten, entstanden an den Vereinigungsstellen größere Zellanhäufungen. In Verfolgung des gleichen Weges gelangten die Lichtzellen schließlich bis in das Gehirn.

v. Lenhossék (12) hat früher in einem Aufsatze über die sensibeln Nervenzellen von Lumbricus die Sinneszellen in der Haut des Regenwurms mit den Spinalganglienzellen der Wirbelthiere verglichen. Er nimmt an, dass durch Ausschaltung der Sinneszellen aus dem Epithel nach und nach der Zustand entstanden sei, den wir bei den Spinalganglien finden, dass also die Zellen der letzteren phylogenetisch von Epithelzellen abzuleiten seien. Diese Ausschaltung, wie sie bei den Spinalganglien vollendet ist, vollzieht sich noch in der Reihe der niederen Thiere. Als Beispiele für den Beginn dieses Vorganges kann man wohl Fälle betrachten, wo die Zellen zwar mit ihrem peripheren Theile noch im Epithel verbleiben,

jedoch sich so in die Länge strecken, dass sie mit dem kernhaltigen Theile unter das Epithel zu liegen kommen; solche Zellen finden wir in den Sinnesknospen der Egel und im Schneckenfühler, wo sie Retzius schön dargestellt hat. Man kann sich dann wohl vorstellen, dass sich das dünne periphere Ende zu einer Faser verdünnt, die dann als Nervenfaser im Epithel frei endigt.

In unserem Falle haben wir jedoch ein Beispiel für die Einwanderung von Sinneszellen aus dem Epithel bis in die Centralorgane, wie man es deutlicher nicht wünschen kann. In ihrer ursprünglichen Lage als vollkommene Epithelzellen finden wir die Zellen zwar nirgends mehr; überall begegnen wir schon der ersten Stufe der Einwanderung: die Lichtzellen haben sich von der Cuticula zurückgezogen und liegen in der Basis des Epithels; wir finden da alle Übergänge von hoch säulenförmigen Zellen zu rundlichen und selbst quergelagerten. Die zweite Stufe der Einwanderung stellen die Lichtzellen vor, welche unter dem Epithel als Lichtzellenknoten den Sinnesnerven anliegen. Auf der dritten Stufe endlich haben die Zellen das Centralorgan erreicht, sie liegen im Gehirnganglion. Bei den Regenwürmern treffen wir auch da, wo Zellen auf der zweiten und dritten Stufe der Einwanderung sich finden, doch stets noch solche, die auf der ersten Stufe stehen geblieben sind. Ein Beispiel einer weiter gehenden Einwanderung finden wir bei den Egeln. Für deren Lichtzellen muss nach Whitman's (21) embryologischen Befunden ebenfalls eine Abstammung von Epidermiszellen angenommen werden; doch liegt beim fertigen Thiere hier keine einzige mehr im Epithel, sie rücken alle schon während der Embryonalentwicklung aus demselben heraus.

Solche Verlagerungen der Nervenzellen bringen einen offenbaren Vortheil mit sich. An einem Neuron, wie es durch die Nervenzelle mit einem oder zwei Nervenfortsätzen gebildet wird, ist die Zelle das Lebenscentrum. Schädigungen, die sie treffen, können den Untergang des ganzen Neurons herbeiführen, während eine Schädigung der Nervenfortsätze von der Zelle aus durch Regeneration der verletzten Theile geheilt wird. Im Epithel ist nun die Zelle manchen Fährlichkeiten ausgesetzt; ich habe an den zahlreichen Schnitten durch die Oberlippe der Regenwürmer häufig Stellen des Epithels gesehen, wo dieses plötzlich auf eine kleinere oder größere Strecke bedeutend niedriger war; auch fehlte den Zellen hier bisweilen die Cuticula. Die Vertheilung solcher Stellen war eine völlig regellose. Ich glaube hier Verletzungen der Epidermis vor

mir zu haben, Risse und Schrammen, die durch scharfe Kanten hervorgebracht sind und deren Entstehung bei der grabenden Lebensweise unserer Würmer ja leicht zu begreifen ist. Vor den Gefahren solcher Schädigung ist die Nervenzelle gesichert, wenn sie aus dem Epithel ausgewandert ist.

Nicht jede Sinneszelle jedoch kann ohne Nachtheil für ihre Verrichtung den Zusammenhang mit der Oberfläche aufgeben. So sollen ja gerade die Tastorgane eine Schädigung wie die oben geschilderte verhüten und müssen daher rechtzeitig durch Druck oder selbst eine kleine Verletzung gereizt werden können, um größeren Schäden vorzubeugen. Immerhin bleibt bei ihnen die Möglichkeit, den Zellkörper in die Tiefe zu verlagern, wenn sie in der schon geschilderten Weise ihr peripheres Ende strecken und schließlich zu einem Faden ausziehen, der dann als freie Nervenendigung im Epithel liegt.

Noch mehr ist für Zellen, die den chemischen Sinnen dienen, eine unmittelbare Berührung mit der Außenwelt durchaus nothwendig. Müssten die Reizstoffe erst durch oberflächliche Gewebelagen hindurchdiffundiren, bis sie zu ihnen gelangten, so könnte durch schädigende Stoffe, z. B. erstickende Gase, schon großer Nachtheil bewirkt sein, ehe durch die betreffenden Sinneszellen ihre Anwesenheit wahrgenommen wäre. Vielmehr müssen diese Zellen mit lebendem Plasma an die Außenwelt grenzen. Sie liegen daher bei Thieren, deren Oberhaut der austrocknenden Luft ausgesetzt ist, stets in Versenkungen, wo sie feucht erhalten und so vor dem Vertrocknen geschützt werden. Für diese Zellen ist ein Rückzug von der Oberfläche, wie wir ihn bei den Tastzellen finden, nur dann möglich, wenn gleichsam eine Ersatzzelle für sie eintritt: eine Epithelzelle, die mit ihrem Plasma an die Oberfläche grenzt, wird zur sekundären Sinneszelle, und mit ihr tritt die »freie Nervenendigung« der primären, jetzt versenkten Sinneszelle in solche Verbindung, dass sie eine Erregung jener Zelle nach innen fortleiten kann: so sind die Geschmacksknospen der Wirbelthiere gebaut. Wo aber doch noch ein primäres Sinnesepithel dem chemischen Sinne dient, wie in der Nasenschleimhaut der Wirbelthiere, wird es meist durch vertiefte Lage in Gruben und Versenkungen vor Schädigungen bewahrt.

Anders als bei den besprochenen Sinneszellen verhält es sich mit den Lichtzellen. Die Natur der von ihnen wahrgenommenen, ihnen adäquaten Reize bedingt es, dass sie von der Oberfläche auf

ziemlich weite Strecken fortrücken können. ohne eine Verbindung mit ihr zu bewahren, wie das die Tast- oder Geschmackszellen thun. Das Licht dringt weit in die Gewebe ein, falls es nicht durch reichliche Pigmentansammlungen daran gehindert wird. Wir finden daher die Augen der Turbellarien, Trematoden und Hirudineen im Körperparenchym gelegen, oft ziemlich tief unter der Epidermis; die Augen der Arthropoden entstehen vielfach durch Einsenkungen von Epidermisstrecken, und die lichtempfindlichen Zellen der Wirbelthiere liegen ebenfalls ziemlich weit von der Oberfläche ab. Ja die Entstehung der Wirbelthieraugen als Ausstülpungen der Gehirnwandung macht es nicht unwahrscheinlich, dass bei den Vorfahren dieser Thiergruppe eine ähnliche Einwanderung von Lichtzellen in das Centralorgan stattgefunden hat, wie wir sie bei den Regenwürmern beobachten können. Dieser Vergleich gewinnt an Bedeutung, als es ja nahe Verwandte der hier besprochenen Würmer sind, von denen man die Wirbelthiere mit Wahrscheinlichkeit abzuleiten hat. So lange die Wirbelthierahnen eine geringe Größe hatten, wäre durch die Einwanderung der Lichtzellen in das Centralorgan kein Nachtheil für deren Wahrnehmungskraft eingetreten, da dann der Abstand des Centralorgans von den Körperwandungen und die Dicke der letzteren mäßig und so die Lichtzufuhr ungemindert blieb. Auch wäre wohl denkbar, dass diese Zellen in der Wandung des Centralorgans sich an mehreren beschränkten Stellen gesammelt hätten, wie ja auch beim Regenwurm eine gewisse Lokalisation zu beobachten ist. Mit Zunahme der Körpergröße hätten die Lichtzellenhaufen sich der Körperoberfläche näher halten müssen, als die übrigen Theile des Centralorgans: ebenso bedingte die Entstehung undurchsichtiger Skeletttheile zur Umhüllung des Gehirns eine Ausstülpung jener Bezirke der Gehirnwandung: es wäre so die Entstehung der Augenblasen begründet. Man könnte das auf vielen Seiten noch näher ausmalen, doch sind bei dem geringen Thatsachenmaterial schon jetzt der Worte fast zu viel über diese Hypothese.

Nur einige Sätze über v. Kennel's (9) Ableitung der Vertebratenaugen von den Augen der Anneliden. v. Kennel glaubt nämlich, dass durch Einsenkung hochentwickelter Annelidenaugen unter die Epidermis und Verbindung derselben mit dem unteren Schlundganglion (Vertebratengehirn) die Entstehung des Wirbelthierauges erklärt werden könne und führt diesen Gedanken im Einzelnen näher aus. Wenn er dabei als die Hauptsache der von ihm aufgestellten Hypothese betrachtet, dass nach seiner Anschauungsweise »die Augen der Vertebraten nicht als vollkommene Neubildung anzusehen sind, sondern

durch Umwandlung aus vorhandenen, bereits hoch differenzirten Sehorganen anderer Thiere hergeleitet wurden«, so erscheint mir gerade dies als der schwächste Punkt seiner Ableitung. Ein neues Princip einer Organentwicklung nimmt doch kaum von einer anderen, nach ganz verschiedener Richtung ausgebildeten Stufe seinen Ausgang, sondern von indifferenteren Gebilden. Die Vervollkommnung von Organen, die schon eine so hohe Ausbildung haben wie die Annelidenaugen, geht weit wahrscheinlicher in der einmal eingeschlagenen Richtung weiter; das beste Beispiel dafür ist das Cephalopodenauge in seinem Verhältnis zum Schneckenauge. Mit der von v. KENNEL angenommenen Art der Umwandlung musste nothwendig für lange Zeit eine Verminderung der optischen Leistungsfähigkeit des Apparates eintreten, die nicht durch andere Vortheile aufgewogen wurde. Im Übrigen haben wir gerade beim Sehorgan so viele Beispiele dafür, dass hochentwickelte Augen, selbst bei nahe verwandten Thiergruppen unabhängig von einander entstanden sind, dass wir auch in dieser Hinsicht keine Nöthigung haben, zu jener Hypothese unsere Zuflucht zu nehmen.

Von Wichtigkeit ist auch die Thatsache, dass die Lichtzellen der Regenwürmer durchaus keine Beziehungen zu Pigmentansammlungen haben. Man hat das Pigment bisher meist für einen nothwendigen Bestandtheil der specifischen Lichtorgane gehalten. Nur wo man die Lichtwahrnehmung Organen zuschrieb, die zugleich anderen Sinnen dienen — also der ganzen Haut (GRABER) oder einzelnen Sinnesepithelien (EIMER bei Medusen, eben so SCHEWIAKOFF, NAGEL), hat man an dem Fehlen von Pigment keinen Anstoß genommen. Häufig jedoch begegnet man der Vorstellung, ein einfachstes Lichtwahrnehmungsorgan werde gebildet durch einen »Pigmentfleck, an den ein Nerv tritt«. Der dunkle Farbstoff sollte das Licht aufsaugen, und das sollte zur Entstehung der Lichtempfindung Bezug haben. LANDOIS (10) führt dies folgendermaßen aus: »Das Pigment, welches die Lichtstrahlen absorbirt, wohl aber auch als chemisch veränderungsfähige ‚Sehsubstanz' eine Umwandlung erleidet, lässt durch die auslösende lebendige Kraft des schwingenden Lichtäthers chemische Spannkräfte frei werden, welche auf den Nervenendapparat erregend einwirken.« Andere glauben sogar, dass das Licht durch die begleitenden Wärmestrahlen auf den »Pigmentfleck« wirkt (HAECKEL), und JÄGER (8) sagt: »im Pigment wird die Lichtbewegung in Wärmebewegung umgesetzt« — als ob die Wahrnehmung von Wärme als solcher für uns leichter erklärlich wäre als die von Licht.

Unser Befund der Lichtzellen bei den Lumbriciden zeigt, dass das Pigment für das Zustandekommen von Lichtreizen hier wenigstens durchaus entbehrlich ist; ich zweifle nicht, dass das Gleiche bei anderen Thierarten der Fall ist. Das Pigment hat offenbar bei

den niederen Lichtsinnesorganen eine ganz andere Bedeutung: indem es die Strahlen, welche von gewissen Richtungen herkommen, abblendet und nur solche von einer oder wenigen bestimmten Richtungen in das Organ eintreten und auf die Lichtzellen einwirken lässt, ermöglicht es dem Thiere, die Richtung der Lichtquelle zu entdecken. Dieser zuerst von BÜTSCHLI für das Acalephenauge ausgesprochene Gedanke wird besonders deutlich erläutert durch die Anordnung der Pigmentzellen bei gewissen Egeln: so sind die Achsen der Pigmentbecher bei Hirudo ungefähr wie die Radien eines Halbkreises angeordnet, und bei Clepsine sexoculata sind an den beiden vorderen »Augenpaaren« die Pigmentbecher nach vorn und seitlich, bei dem dritten nach hinten geöffnet. — Somit haben wir uns auch die phylogenetischen Anfangsstufen der Lichtsinnesorgane nicht als Anhäufungen von Pigment an einzelnen Stellen zu denken. Die Sinneszelle ist das Ursprüngliche, und diese wird für Lichtreize empfänglich, wobei bald Umänderungen ihres Plasmas zu Binnenkörpern oder zu Stäbchen diese Empfänglichkeit steigern. Erst in zweiter Linie tritt Pigment in den Dienst des Lichtsinnes, und dann nur als nebensächliches Hilfsmittel.

Es liegt mir natürlich fern, die Lichtzellen beim Regenwurm als Typus ganz ursprünglicher Lichtsinnesorgane hinzustellen. Die Entstehung der Stemmata bei den Insekten ist in vielen Beziehungen ursprünglicher und zeigt einen Weg für die Entstehung der Lichtsinnesorgane, der viel häufiger und mit größerem Erfolge begangen ist.

Sicher ist wohl, dass man phylogenetisch die Lichtzellen aus indifferenten Sinneszellen entstanden denken muss. Solche indifferente Sinneszellen, die physiologisch mehreren Reizen zugänglich sind, brauchen jedoch an den fertigen Thieren jetzt nicht mehr vorhanden zu sein. NAGEL (15) hat das Vorkommen derartiger Sinneszellen und Sinnesorgane, die er Wechselsinnesorgane nennt, bei einer großen Reihe von Thieren nachzuweisen gesucht. So auch beim Regenwurm, dessen Sinnesknospen er sogar »als gute Beispiele für Wechselsinnesorgane« besonders hervorhebt. Man kannte bis vor Kurzem hier nur Sinnesorgane, die aus einfachen epithelialen Sinneszellen zusammengesetzt sind (Sinnesknospen), und vermuthete das Vorkommen einzelner solcher Sinneszellen außerhalb dieser Organe; mit Recht ist NAGEL der Ansicht, dass in der Funktion zwischen diesen beiden Organformen kein qualitativer Unterschied ist. »Da nun der Regenwurm in seiner Haut zweifellos mechanischen, chemischen, thermischen und Lichtsinn besitzt und hierfür nur

zweierlei Organe vorhanden sind, sind diese jedenfalls Wechselsinnesorgane«, oder da sie funktionell gleichwerthig sind, sogar »Universalsinnesorgane«, d. h. die Vermittler sämmtlicher dem Thiere zukommender Sinneswahrnehmungen. Ich habe mich in einem früheren Aufsatze dieser Ansicht angeschlossen.

Kurz vor dem Erscheinen des NAGEL'schen Buches veröffentlichte SMIRNOW (18) seine Entdeckung der freien Nervenendigungen in der Regenwurmepidermis, welche, nach Analogie zu schließen, wohl der Wahrnehmung mechanischer Reize dienen. In dem vorliegenden Versuche habe ich nun auch für die Lichtempfindlichkeit besondere Organe nachzuweisen unternommen. Es blieben also für die Sinnesknospen und die etwa vorhandenen einzelnen Sinneszellen nur noch die thermischen und chemischen Reize. Ich glaube nun, dass diese Organe sicher Vermittler der chemischen Empfindungen sind; schon oben habe ich ja nachgewiesen, dass die verschieden starke chemische Reizbarkeit in voller Übereinstimmung steht mit der Anzahl der vorhandenen Sinnesknospen. Doch trage ich Bedenken gegen die Annahme, dass auch die Wärmereize durch diese Sinnesknospen aufgenommen werden; denn dieselbe ist durch nichts Anderes gestützt als durch die Thatsache, dass bisher noch keine besonderen Sinnesorgane für thermische Reize beim Regenwurm gefunden sind, ein Beweismittel, dessen geringe Zuverlässigkeit aus den vorhergehenden Zeilen deutlich hervorleuchtet. Ich glaube daher nicht, dass bei den Regenwürmern Wechselsinnesorgane vorhanden sind.

Den Herren Dr. H. UDE in Hannover und Dr. A. COLLIN in Berlin bin ich für freundliche Überlassung von Lumbriciden-Material sehr zu Danke verpflichtet, den ich hiermit auch an dieser Stelle ausspreche.

Tübingen, im März 1896.

Verzeichnis der angeführten Werke.

1. J. CARRIÈRE, Die Sehorgane der Thiere. München und Leipzig 1885.
2. CH. DARWIN, Die Bildung der Ackererde durch die Thätigkeit der Würmer mit Beobachtungen über deren Lebensweise. Übers. von J. V. CARUS.
3. V. GRABER, Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinns der Thiere. Prag und Leipzig 1884.

4. V. Graber, Fundamentalversuche über die Helligkeits- und Farbenempfindlichkeit augenloser und geblendeter Thiere. in: Sitzungsber. der k. k. Akad. d. Wiss. Math.-naturw. Klasse. Bd. LXXXVII. 1. Abth. p. 201—236.
5. E. Häckel, Ursprung und Entwicklung der Sinnesorgane. Kosmos. Bd. IV.
6. R. Hesse, Zur vergleichenden Anatomie der Oligochäten. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. p. 394.
7. W. Hoffmeister, Die bis jetzt bekannten Arten aus der Familie der Regenwürmer. Braunschweig 1845.
8. G. Jäger, Die Organanfänge: I. Sehorgan. Kosmos. Bd. I.
9. J. v. Kennel, Die Ableitung der Vertebratenaugen von den Augen der Anneliden. Dorpat 1891.
10. L. Landois, Lehrbuch der Physiologie des Menschen. 8. Aufl. Wien 1893.
11. F. E. Langdon, The Sense-organs of Lumbricus agricola Hoffm. Journ. of Morpholgy. Vol. XI. p. 193—232.
12. M. v. Lenhossék, Ursprung, Verlauf und Endigung der sensiblen Nervenfasern bei Lumbricus. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXIX. p. 102—136.
13. B. L. Maier, Beiträge zur Kenntnis des Hirudineen-Auges. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. Bd. V. p. 552—580.
14. H. B. Merill, Preliminary Note on the Eye of the Leech. Zool. Anzeiger. XVII. Jahrg. 1894. Nr. 451.
15. W. Nagel, Vergleichend-physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. Bibliotheca Zoologica. 18. Heft. Stuttgart 1894.
16. H. Reichenbach, Allgemeines über Sinnesorgane. Berichte d. Senckenberg. Naturf. Gesellsch. 1878/1879. p. 127—156.
17. G. Retzius, Die Smirnow'schen freien Nervenendigungen im Epithel des Regenwurms. Anat. Anzeiger. Bd. X.
18. A. Smirnow, Über freie Nervenendigungen im Epithel des Regenwurms. Anat. Anzeiger. Bd. IX.
19. C. O. Whitman, The Leeches of Japan. Quart. Journ. of Microscop. Science. Vol. XXVI. N. S.
20. Derselbe, Some new Facts about Hirudinea. Journ. of Morphology. Vol. II.
21. Derselbe, A Sketch of the Structure and Development of Clepsine. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. Bd. VI.
22. E. Yung, La fonction dermatoptique chez le Ver de terre (Lumbricus agricola). Compte rendu des travaux de la Société Helvétique des Sciences Naturelles réunie à Bâle 1892.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XX.

Sämmtliche Zeichnungen, mit Ausnahme von Fig. 9, 10 und 14, sind mit 400facher Vergrößerung wiedergegeben.

ep, Körperepithel; *lz*, Lichtzelle; *m*, Muskel; *n*, Nervenbündel; *sk*, Sinnesknospe.

Fig. 1—8 Lichtzellen aus dem Epithel verschiedener Lumbriciden. Die Epithelzellen, welche der Deutlichkeit der Zeichnung zu Liebe nur mit Kontourlinien angegeben sind, zeigen sich in den Präparaten dunkler gefärbt als die Lichtzellen. Unter dem Epithel liegen Muskeln, meist quergeschnitten.

Fig. 1. Lichtzelle von Allolobophora arborea.

Fig. 2. Dessgleichen von Allolobophora caliginosa.

Fig. 3. Dessgleichen von Allolobophora complanata.

Fig. 4. Dessgleichen von Allolobophora foetida.

Fig. 5 *a* u. *b*. Dessgleichen von Lumbricus castaneus.

Fig. 6 *a—c*. Dessgleichen von Lumbricus herculeus (vom Schwanzende).

Fig. 7 *a—d*. Dessgleichen von Lumbricus rubellus.

Fig. 8. Dessgleichen von Allurus tetraëdrus.

Fig. 9. Einzelne Lichtzellen aus den Lichtzellenknoten der Oberlippe von Lumbricus herculeus. Vergr. 500fach.

Fig. 10. Dessgleichen von Lumbricus rubellus. Vergr. 500fach.

Fig. 11. Lichtzellenknoten aus der Oberlippe von Lumbricus rubellus.

Fig. 12 *a* u. *b*. Zwei auf einander folgende Schnitte durch einen Lichtzellenknoten aus der Oberlippe von Lumbricus castaneus. Vom Körperepithel ist nur der basale Theil gezeichnet.

Fig. 13. Längsschnitt durch die Oberlippe von Allurus tetraëdrus mit mehreren Lichtzellenknoten.

Fig. 14. Schematische Darstellung der Lichtzellenknoten in der Oberlippe von Allurus tetraëdrus, in einem Längsschnittbilde dargestellt. Vergr. 135fach.

Fig. 15. Hinteres oberes Ende eines seitlich geführten senkrechten Längsschnittes durch das obere Schlundganglion von Lumbricus purpureus.

Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der Athemwerkzeuge bei den Vögeln.

Von

Max Baer,

II. Assistent am Zoologischen Institut Tübingen.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Tübingen.)

Mit Tafel XXI—XXII und 26 Figuren im Text.

Vorliegende Arbeit wurde angeregt durch folgende von der Tübinger Naturwissenschaftlichen Fakultät gestellte Preisaufgabe:

»Gewisse krankhafte Erscheinungen, die gemeinhin an Warmblütern beobachtet werden, welche gezwungen sind, in stark luftverdünnten Räumen zu athmen, legen die Vermuthung nahe, dass solche Vögel, die unbeschadet ihrer Leistungsfähigkeit Stunden lang in Höhen von etwa 6000 Metern frei zu schweben vermögen, zum Zwecke der Befriedigung ihres Sauerstoffbedürfnisses ihre Athmungsfläche zeitweise und willkürlich zu vergrößern im Stande sind.

Es sollen, um diese Vermuthung zu prüfen, die Luftsäcke derartiger Vögel auf ihr Gefäßsystem untersucht und speciell durch Injektionen soll festgestellt werden, ob etwa dieses System in den Lungenkreislauf eingeschaltet ist.«

Da die in dieser Richtung angestellten Untersuchungen bald erkennen ließen, dass die in der Preisaufgabe zum Ausdruck gebrachten Vermuthungen nur in beschränktem Maße zutreffen, sich aber das in Frage kommende außergewöhnliche Athmungsvermögen der Vögel auf anderem Wege erklären lässt, und außerdem das Studium der einschlägigen Litteratur ergab, dass besonders die Physiologie der Athmung bei den Vögeln in eingehender Weise nur von wenigen Forschern und nicht genügend bearbeitet ist, so wurde die Athmung der Vögel überhaupt einer näheren Behandlung unterzogen. Einige anatomische Abschnitte, die, bereits vordem

vollständig bekannt, eigentlich außerhalb der Grenzen dieser Arbeit liegen, wurden der Vollständigkeit halber und zum besseren Verständnis der physiologischen Vorgänge aufgenommen.

Der anatomische Theil wurde im Zoologischen Institut gefertigt, die physiologischen Untersuchungen im Physiologischen Institute hier ausgeführt.

Es ist mir ein Bedürfnis, an dieser Stelle meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Prof. Dr. Eimer und Herrn Prof. Dr. v. Hüfner, für das mir stets erwiesene Wohlwollen und die der Arbeit entgegengebrachte rege Antheilnahme meinen innigsten Dank auszusprechen.

Eben so bin ich dem Herrn Prof. Dr. Grützner für die liebenswürdige Überlassung der ausgezeichneten physiologischen Apparate und die hilfreiche Unterstützung durch Rath und That bei der Ausführung der Untersuchungen zu großem Danke verpflichtet.

Auch den beiden Assistenten des Zoologischen Instituts, Herrn Privatdocent Dr. Hesse und Herrn Dr. Fickert sei für die mir freundlichst gewährte Unterstützung bestens gedankt.

Einleitung.

Vom rein anatomischen Standpunkte aus betrachtet, schließt sich der Respirationsapparat der Vögel zunächst an den ihrer nächsten Verwandten, der Reptilien und unter diesen wiederum der Saurier und Schlangen an, in so fern bei beiden an einen proximalen parenchymreichen Abschnitt — Lungen — eine periphere, substanzarme, häutige Abtheilung, — Luftsack bezügl. Luftsäcke —, sich unmittelbar anschließt.

Wollte man eine derartige Homologie der Theile gelten lassen, so bestände der Hauptunterschied zwischen beiden Klassen darin, dass bei den Vögeln beide Komponenten des Athmungsapparates relativ umfangreicher geworden sind, ganz besonders aber darin, dass die häutigen Theile eine ganz ungewöhnliche Ausdehnung erlangt haben, während zugleich eine scharfe Abgrenzung zwischen beiden eingetreten ist.

Die außerordentliche Ausdehnung der Luftsäcke und das Eindringen derselben in alle Körpertheile, selbst zwischen die Muskeln und in die Knochenhöhlen, erinnert uns lebhaft an die Athmungswerkzeuge anderer Thiere, die mit den Vögeln das Flugvermögen gemeinsam haben, an die Tracheen der Insekten.

Prüft man aber die Athemwerkzeuge der Vögel in funktioneller

Hinsicht, so kommt man zum Schlusse, dass dieser Apparat durch ein günstiges Zusammenwirken beider Abschnitte die höchste Vollkommenheit erreicht hat, eine Vollkommenheit, die ihn weit über den der Säugethiere stellt. Der Beweis hierfür soll in den folgenden Erörterungen erbracht werden.

Zu meinen Untersuchungen standen mir folgende Arten zur Verfügung:

Falco tinnunculus,
Milvus ater,
Astur palumbarius,
Buteo vulgaris,
Strix aluco,
Strix noctua,
Yunx torquilla,
Lanius minor,
Muscicapa grisola,
Turdus musicus,
Sylvia hortensis,
Alauda arvensis,
Alauda cristata,
Fringilla canaria,
Sturnus vulgaris,
Corvus monedula,
Corvus corone,
Corvus cornix,
Corvus frugilegus,
Pica caudata,
Garrulus glandarius,
Sitta europaea,
Cypselus apus,
Columba livia,
Gallus domesticus,
Casuarius indicus,
Vanellus cristatus,
Anser domesticus,
Hirundo rustica.

I. Über den Bau der Athemwerkzeuge bei den Vögeln.

1. Die Lungen.

(Vgl. *Lg* in Fig. 3*a*, 5 und 7.)

Die Lungen der Vögel verhalten sich wesentlich anders als die der Säugethiere. Sie sind verhältnismäßig sehr klein, so dass sie HARVEY (24), der die Bluterfrischung in die Luftsäcke verlegte, »Zugänge zu den Lungen« nannte. Neben dem geringen Umfang fällt ihr Verhalten zur Brusthöhle auf. Sie füllen diese nicht vollständig aus, sondern nehmen bloß einen kleinen dorsalen Theil derselben ein, ohne dabei an irgend einer Stelle auch nur die Sternalrippen, geschweige das Brustbein zu erreichen. Im Bereiche ihrer costalen Fläche sind sie durch Bindegewebe mit der Brustwand fest verbunden und senken sich auch, gleichsam einen Ausguss des dorsalen Brustraumes bildend, in die Zwischenrippenräume ein, dem entsprechend die dorsale Hälfte ihrer costalen Fläche tiefe, quer verlaufende Furchen zur Aufnahme der Vertebralrippen aufweist.

Auf ihrer ventralen Fläche bemerkt man mehrere große Öffnungen, die Zugänge zu den Luftsäcken.

Nach Angabe aller Forscher ist nur die letzterwähnte, dem Brustbein und der Bauchhöhle zugewandte Fläche vom Brustfell überzogen, während die costale und mediane Fläche eines serösen Überzuges entbehren sollen. Nur GOUILLOT (23) bezeichnet diese Annahme als irrig und sagt: »La plèvre des oiseaux existe tout autour de chacun des poumons.« Nach meinem Dafürhalten hat GOUILLOT vollkommen Recht, wenigstens gelang es mir stets, eine zusammenhängende, wenn auch sehr zarte Membran auf der ganzen Oberfläche der Lungen nachzuweisen, die aber durch die Verlöthung mit der Rippenwand eine etwas zerfaserte Oberfläche zeigt. Somit wäre die feste Verbindung der Lunge mit der Brustwand auf eine Verwachsung der Pleura costalis mit der Pleura pulmonalis zurückzuführen, wie ja auch im Bereich der Ventralfläche die allgemein angenommene Pleura pulmonalis mit dem sog. Diaphragma verwächst.

Physiologisch besonders wichtig ist neben dieser Verwachsung die geringe Elasticität der Lungen. Dieselben retrahiren sich weder bei Eröffnung der Brusthöhle noch bei der Herausnahme aus derselben, behalten vielmehr stets das gleiche Volumen bei. Bringt man Öffnungen in der dorsalen, die Lungen bedeckenden Thoraxwand an, ohne dabei die Lungen zu verletzen, so wird dadurch der Respirationsmechanismus in keiner Weise gestört.

a. Bau der Lungen.

(Vgl. Fig. 1.)

Mit nur wenigen Ausnahmen theilt sich die Trachea gleich nach ihrem Eintritt in die Brusthöhle in einen rechten und linken Hauptbronchus (primärer Bronchus). An der Gabelungsstelle ist gewöhnlich der untere Kehlkopf, das Stimmorgan der Vögel, eingeschaltet. Die Hauptbronchien verlaufen divergirend eine Strecke weit frei in der Brusthöhle ventrolateralwärts und treten dann nahe an der Grenze zwischen vorderer und hinterer Lungenhälfte an der medioventralen Fläche in die Lungen ein. Unmittelbar danach erweitert sich der Hauptbronchus zu einem ampullenförmigen Vestibulum und verliert dabei die Knorpelringe fast vollständig.

In seinem weiteren Verlauf liegt der Hauptbronchus eben so wie dessen wenige Äste und Zweige sehr nahe an der Ventralfläche der Lungen fast unmittelbar unter der Pleura. Nach Herstellung des Vestibulums theilt sich der Hauptbronchus in zwei Kanäle, einen

dorsalen, inneren und einen ventralen, äußeren. Von diesen hat der dorsale die gleiche Weite wie der Hauptbronchus und verläuft gleichsam als unmittelbare Fortsetzung des letzteren in beinahe gerader Richtung zum hinteren inneren Lungenwinkel, wo er mit weiter, dicht unter dem Bogen des sog. pulmonalen Diaphragma gelegener Öffnung, Ostium posterius, unmittelbar in den abdominalen Luftsack ausläuft. Diesen Hauptkanal nennt HUXLEY Mesobronchium; sein Ostium liegt zwischen sechster und siebenter Vertebralrippe.

Der zweite Kanal verläuft, wie schon angedeutet, etwas ventral- und lateralwärts von dem vorigen gegen den äußeren Lungenrand, den er aber gewöhnlich nicht erreicht. Er ist viel kürzer und weniger weit als das Mesobronchium. In einer im vierten Intercostalraum, etwas vor- und lateralwärts vom Ostium posterius gelegenen Öffnung, dem Ostium intermedium posterius, geht er in den hinteren diaphragmatischen Luftsack über. Bei den Passeres mündet er vermittels zweier Öffnungen.

Auf der dorsalen Wand des Vestibulum entspringen sodann vier und aus derselben Wand des Mesobronchium sieben bis zehn, gewöhnlich aber bloß sieben Zweige und zwar alle sehr nahe bei einander, so dass ihre Ursprungsstellen nur durch schmale leistenartige Brücken getrennt sind, von denen immer die proximale etwas weiter in die Lichtung des Bronchus vorspringt als die nächste distale, so dass ein in caudo-nasaler Richtung streichender Luftstrom sich theilweise in ihnen fangen muss.

Man hat die vier ersteren Entobronchien (bronches diaphragmatiques, bronchi divergentes [SAPPEY]), die aus dem Mesobronchium entspringenden Zweige Ektobronchien (bronches costales der Franzosen, Bronchi dorsales) genannt.

Das erste Entobronchium biegt unmittelbar nach seinem Ursprung in kurzem, nach außen und vorn gerichtetem Bogen um die Eintrittsstelle des Hauptbronchus um, giebt dabei einen größeren und mehrere kleine Zweige ab, verläuft dann ventralwärts und öffnet sich nahe am unteren Lungenrande in der Höhe der vierten Rippe in den interclaviculären Luftsack. Man hat seine Austrittsstelle aus den Lungen Ostium claviculare genannt.

Der aus ihm hervorgehende größere Zweig zieht in gerader Richtung nasal- und etwas dorsalwärts zur Lungenspitze, wo er fast in der Medianebene mit von vorn nach hinten gerichtetem Ostium cervicale in den cervicalen Luftsack mündet. Unterwegs giebt er mehrere fiederförmige Lungenzweige ab.

Die erwähnten kleinen Zweige führen dem vorderen und oberen Abschnitt der Lungen Luft zu.

Das zweite Entobronchium ist sehr kurz. Es verzweigt sich im dorsalen Theile der Lungen und sendet häufig auch einen Zweig zum Ostium cervicale in den gleichnamigen Sack.

Das dritte Entobronchium ist ebenfalls sehr kurz. Es führt in den vorderen diaphragmatischen Sack, giebt Lungenzweige an die mittlere dorsale Lungenpartie und zuweilen auch aus seiner medialen Wand einen Kanal zum clavicularen Sack ab. Sein Ostium — intermedium anterius — ist kreisrund und liegt unmittelbar hinter dem Ursprung des Bronchiums, etwas einwärts vom Lungenhilus.

Das vierte Entobronchium und sämmtliche Ektobronchien stehen mit den Luftsäcken nicht in Verbindung, sondern sind ausschließlich für die Lungen bestimmt und zwar dient das vierte Entobronchium zur Ventilation des ventralen Theils der Lungen, während die Ektobronchien unter spitzem Winkel und gegen die Lungen gerichtetem Scheitel, etwas mehr dorsal als die Entobronchien entspringend, theils in dorsaler, theils in dorsolateraler Richtung nach der Lungenoberfläche ziehen, um den dorsalen Abschnitt der Lungen zu ventiliren.

Sämmtliche Bronchialzweige sind verhältnismäßig weit, durchaus dünnhäutig und sehr innig mit dem Lungenparenchym verbunden.

Wie aus dem bisher Gesagten hervorgeht, beträgt die Zahl der auf der Lungenoberfläche gelegenen, in die Luftsäcke führenden Ostien fünf; diese Zahl ist nun allerdings nicht beständig, weil es vorkommt, dass gleichzeitig mehrere pulmonale Zugänge zu einem Luftsack führen; immerhin kann diese Zahl aber als gewöhnlich angenommen werden.

Die weitere Verfolgung der Bronchien führt uns zur Untersuchung des feineren Baues der Lungen selbst, die sowohl in der Anordnung der Luftwege als in dem eigentlichen respirirenden Parenchym von den Lungen der Säugethiere gänzlich verschieden sind.

Sämmtliche Ektobronchien und diejenigen Entobronchien, welche nicht in die Luftsäcke führen, ziehen in leicht geschlängeltem Verlauf unmittelbar nach der Lungenoberfläche und zwar entweder vollständig ungetheilt oder sie theilen sich etwa im letzten Drittel ihrer ganzen Länge in zwei, höchstens drei gleichwerthige Äste. Hierbei verlieren sie allmählich ihre an sich schon dünnhäutige Wandung, so dass sie, vom Lungenparenchym fast unmittelbar begrenzt, eigentlich nichts Anderes darstellen als große Lücken, wie die Poren eines Badeschwammes.

Dieser Umstand ist es, der das Studium der Vogellungen, besonders des Verlaufes der Bronchien, so sehr erschwert. Die Untersuchung der gröberen Verhältnisse geschieht am besten an Korrosionspräparaten, zu deren Herstellung die Hyrtl'sche Masse mit Erfolg verwendet wurde.

Die Wände sämmtlicher Bronchialäste, auch derjenigen, die in Luftsäcke übergehen, sind von einer Unmenge dicht stehender, kleiner, gleichweiter Öffnungen siebartig durchbohrt, den Zugängen zu den letzten und feinsten Bronchialverzweigungen, den Bronchien dritter Ordnung, den sog. Lungenpfeifen.

Diese Lungenpfeifen, Parabronchia (Huxley), Canaliculi aëriferi (Schulze), Canaux tertiaires, Bronchial tubes (Rainey) spielen in der auf die Vogellunge bezüglichen Litteratur eine große Rolle. Sie entspringen aus den Bronchialästen unter rechtem oder annähernd rechtem Winkel und ziehen in radiärer oder auch fiederförmiger bez. einseitig kammförmiger Anordnung unverzweigt bei ziemlich gleichbleibender Weite und vielfach unter einander parallel nach allen Richtungen der Lungen hin.

Häufig von recht bedeutender Länge verlaufen sie Anfangs gerade, dann leicht geschlängelt, hier und da auch geknickt, und münden entweder blind oder sie führen in einen anderen benachbarten Bronchus. Aber auch die Lumina der einzelnen Lungenpfeifen sind durch schräg verlaufende Anastomosen vielfach mit einander verbunden.

Man kann diese Kanäle mit bloßem Auge leicht verfolgen. Sie stellen verhältnismäßig dickwandige Röhren dar, welche in Folge dichter Lagerung und daraus resultirenden gegenseitigen Druckes die Form von meist sechseckigen oder sonst polygonalen, seltener rundlichen Säulchen mit kreisrundem Lumen angenommen haben.

Dem Lungenparenchym verleiht dieser Bau ein äußerst gleichartiges Gefüge, das besonders auf Querschnitten mit dem eines spanischen Rohres viel Ähnlichkeit hat.

Die Wandungen der Pfeifen werden nur von dem gleich zu beschreibenden respiratorischen Lungenparenchym selbst dargestellt.

Betrachtet man die Kanäle von innen, so bemerkt man eine Menge in ziemlich regelmäßigen Abständen auf einander folgender und nach innen schwach vorspringender Ringleisten, verbunden durch zahlreiche, der Hauptsache nach längsverlaufende Scheidewände. Beide zusammen bilden ein feinstes Fachwerk von bienenwabenähnlichen Nischen. In diese Nischen münden radiär zu den Lungenpfeifen, selten einzeln, meist zu zwei oder drei vereint,

die Ausführungsgänge der primären Lungenläppchen, Rami finales. Sie sind nach der Peripherie spitzwinkelig dichotomisch verästelt, dabei leicht geschlängelt und endigen in seitlichen oder terminalen, traubigen oder höckerigen Blindsäcken, den Alveolen; letztere besitzen einen Durchmesser von 6—10 μ. Ihre Wände, sofern von solchen überhaupt die Rede sein kann, werden von den dichten Kapillarnetzen der Vena pulmonalis gebildet, gestützt von nur spärlichen Zügen von Bindegewebe und elastischen Fasern. Die Schleifen der Kapillarnetze springen vielfach frei in das Lumen der Alveolen vor, so dass sie allseitig von Luft umspült sind.

Auf den histologischen Bau der Vogellungen soll des Weiteren nicht eingegangen werden. Erwähnt sei nur, dass Bronchien und Lungenpfeifen von einem flimmernden Epithel ausgekleidet sind. Zwischen den Flimmerzellen sind Becherzellen häufig. Ob auch die Innenfläche der Alveolen ein Epithel trägt, ist bis heute nicht entschieden. Mir scheint es sehr unwahrscheinlich. Höchstens könnten die zwischen den einzelnen Kapillarschlingen restirenden Lücken, die aber bei der großen Dichtigkeit des kapillaren Filzwerks nur sehr spärlich vorkommen, mit einem zarten Plattenbelag versehen sein. Die Kapillaren selbst sind jedenfalls nackt.

Von Rainey und Anderen, neuerdings auch von H. Strasser (54), wird entgegen der Ansicht von F. E. Schulze (52) angenommen, dass auch zwischen den letzten Lufträumen, also den Alveolen, derselben und benachbarter Bronchien zahlreiche offene Kommunikationen, zwischen den einzelnen Bälkchen der Kapillargefäße hindurch, bestehen. Wir haben bei der Untersuchung von Doppelinjektionspräparaten derartige Kommunikationen wiederholt verfolgen können.

In Folge derselben, und vor Allem durch die offene Verbindung der einzelnen Lungenpfeifen kann die Athemluft überall, nach jeder Richtung hin, direkt und ohne die großen Röhren passiren zu müssen, durchstreichen und ist nicht wie in den Säugethierlungen gezwungen, bei der Ausathmung wieder den Weg einzuhalten, den sie bei der Einathmung benutzt hatte.

Physiologisch von größter Wichtigkeit ist der relativ geringe Rauminhalt der Luftwege der Lungen im Vergleich zu dem ungeheuren Reichthum an Kapillaren. Die Arteria und Vena pulmonalis sind relativ sehr stark, die letztere nur einfach vorhanden. Beide verästeln sich im gemeinschaftlichen Verlauf dichotomisch, ohne an die Bronchien gebunden zu sein, und lösen sich in außerordentlich

zahlreiche Endverzweigungen pinselförmig auf. Eine Arteria bronchialis fehlt vollständig. Die Pulmonalis ist zugleich auch ernährendes Gefäß.

2. Zwerchfell und Leibeshöhle.

(Vgl. *a.Z* in Fig. 4 und *p.Z* in Fig. 2.)

Bevor ich mich zur Beschreibung der Luftsäcke wende, muss ich Einiges über das Zwerchfell und im Anschlusse daran über die Leibeshöhle der Vögel einschalten.

Genaue Untersuchungen über das Zwerchfell sind von Huxley (26a) und Sappey (50), sowie früher von Perrault angestellt worden. Nach den beiden erstgenannten Autoren zerfällt dasselbe in zwei Theile, das vordere, quere oder pulmonale, auch dreiseitige Zwerchfell (pulmonary aponeurosis Huxley, diaphragme pulmonaire Sappey, diaphragmite antérieur Milne Edwards) (vgl. Fig. 2 *p.Z*) und das hintere, schräge oder vertikale, auch abdominale Zwerchfell (diaphragmite thoraco-abdominal Milne Edwards' (vgl. Fig. 4 *a.Z*). Beide sind nichts Anderes als Theile der Pleura bez. des Peritoneums, zu denen im pulmonalen Zwerchfell noch die später zu beschreibenden Perrault'schen (46) Lungenmuskeln hinzukommen. Dieses vordere quere Zwerchfell, das ungefähr dem Zwerchfell der Säuger entspricht, kommt folgendermaßen zu Stande:

Von den Seitenrändern der Brusthöhle neben den ventrolateralen Lungenrändern, also vom zweiten oder dritten bis sechsten Rippenpaar und den dazugehörigen Zwischenrippenmuskeln schlägt sich die Pleura auf die medioventrale Fläche der Lungen, steigt dann, diese vollständig überziehend und damit verwachsend, schief nach innen und oben, um median mit dem der anderen Seite zusammenzustoßen. Durch die Vereinigung beider entsteht dann ein medianes vertikal verlaufendes Septum, das hintere Mittelfell, das längs des Rückens hinzieht und an die Wirbelsäule sowie an die oberen Partien der beiden letzten Rippen sich anheftet. Auf diese Weise entsteht — zunächst abgesehen vom Mediastinum, ein quer von vorn und unten nach hinten und oben verlaufendes aponeurotisches Septum, das einen vorderen oberen Brustraum, Cavum pulmonale, mit den Lungen von den übrigen Eingeweiden und den Luftsäcken abtrennt. Das Herz liegt außerhalb dieses Cavums.

Etwas distal von der Ansatzstelle der eben beschriebenen Aponeurose, und zwar vom Processus lateralis und den Processus costales sterni, sowie den Innenflächen des zweiten bis sechsten Rippenpaares

entspringen jederseits fünf längliche platte Muskelbündel, von denen die beiden letzten zu einem verschmolzen sind, die Perrault'schen Lungenmuskeln. Auch sie ziehen schief nach oben und innen und gehen dorsal in die oben beschriebene Aponeurose, caudal in den Querbauchmuskel über. Beim Kasuar, den zu untersuchen ich Gelegenheit hatte, sind diese Muskeln besonders stark entwickelt und entspringen von der vorletzten Rippe an nach vorn jederseits mit acht viereckigen Muskelbündeln. An den Übergangsstellen der Bronchien in die Luftsäcke zeigt das pulmonale Zwerchfell weite Durchbohrungen zum Durchtritt der ersteren. Diese Stellen sind meistens von den Lungenmuskeln überbrückt, wogegen das Zwerchfell sowohl mit dem Rande der Ostien als auch mit den Wänden der durchtretenden Bronchien innig verwächst.

Das hintere oder thoracoabdominale Zwerchfell könnte allenfalls als den Zwerchfellpfeilern der Säugethiere analog betrachtet werden und bildet eigentlich die Fortsetzung des ventralen Randes des Mediastinums. Es spannt sich in wesentlich vertikaler Richtung von der Wirbelsäule schräg durch die Leibeshöhle zum Sternum und den Bauchwandungen aus, reicht caudalwärts bis zum Hüftbein, an das es sich anheftet, während es mit seinem nasodorsalen Rande mit dem pulmonalen Zwerchfell verwächst. Seine thorakale Fläche verbindet sich in ihrer unteren und mittleren Partie mit dem Herzbeutel, in ihrer oberen Partie mit den diaphragmatischen Luftsäcken. Seine abdominale Fläche verwächst mit dem Aufhängeband der Leber. Von ihm spalten sich zwei fibröse Platten ab, von denen die eine rechts, die andere links quer nach außen zieht und sich zwischen der dritten Rippe und dem Lungenhilus mit dem vorderen Zwerchfell verbindet.

Dadurch zerfällt nun der ganze ventral vom pulmonalen Zwerchfell gelegene Leibesraum in drei Abschnitte: in eine mediane Abtheilung mit dem Herzen, sämmtlichen Baucheingeweiden und den cervicalen, interclavicularen und abdominalen Luftsäcken, das Cavum cardio-abdominale — und in zwei seitliche, d. h. dorso-laterale, vom pulmonalen Zwerchfell bis zu den Hüftbeinen sich erstreckende Bezirke (cavum subpulmonale Huxley), begrenzt lateral und dorsal von den Wänden der Rumpfhöhle, medial und ventral vom thorako-abdominalen Zwerchfell. In diesen Räumen liegen jederseits der vordere und hintere diaphragmatische Sack.

Auch das hintere Zwerchfell besteht zum großen Theil aus einer sehr zarten Aponeurose. Nur vom vorderen Beckenrande und

der Lendengegend her strahlen einige dunkler gefärbte Faserbündel in dieselbe aus. Diese Züge hielt Sappey (50) für Bündel von quergestreiften Muskelfasern und schrieb ihnen die Aufgabe zu, das hintere Zwerchfell anzuspannen und so gleichzeitig das vordere Zwerchfell nach unten zu ziehen. Diese Ansicht ist offenbar eine irrige. Schon Campana (11) führt aus, dass das hintere Zwerchfell bloß aus elastischen Fasern bestände, und diesen Befund bestätigt Strasser (54) für die von ihm untersuchten Vögel. Ich selbst habe bei der Untersuchung von Präparaten, die mit Hämatoxylin behandelt waren, sowie bei der Maceration mit Kalilauge die Überzeugung gewonnen, dass in der fraglichen Aponeurose neben den elastischen Fasern glatte Muskelzellen sehr häufig sind, und dass insbesondere die von Sappey für quergestreifte Muskulatur angesprochenen Fasern und Bündel aus glatter Muskulatur bestehen.

Wir haben es also in dem »Zwerchfell« nicht mit einer großen muskulösen Scheidewand zwischen Brust- und Bauchhöhle zu thun, wie bei den Säugethieren, sondern bloß mit einem System zarter, bindegewebiger Häute, die lose ausgespannt bei dem Mechanismus der Athmung unmöglich eine große Rolle spielen können, denn auch die Muskeln des pulmonalen Zwerchfells, auf deren Bedeutung im physiologischen Theil eingegangen werden soll, sind äußerst schwach ausgebildet.

3. Die Luftsäcke.

Bei der Besprechung der Lungen wurde gezeigt, dass der Hauptbronchus und einige größere Äste desselben unverzweigt und ohne an Raum zu verlieren nach der Lungenoberfläche ziehen, diese sowie das pulmonale Zwerchfell durchbohren und dann unmittelbar in die Luftsäcke übergehen.

Diese letzteren stellen ein System von typisch angeordneten Hohlräumen dar, welche von einer äußerst zarten, fast vollkommen durchsichtigen Membran umschlossen sind. Man hat diese Membran allgemein als Fortsetzung der Bronchialwände und die Luftsäcke als Ausstülpungen der Bronchien betrachtet. Dieser Auffassung kann ich mich nicht anschließen, schon desshalb nicht, weil die Luftsäcke im frühen Embryonalstadium als durchaus selbständiger Theil der Lungenanlage, gleichsam als besondere Lappen auftreten, dann aber vor Allem, weil diese Membran mit den Wänden der großen Bronchien auch morphologisch in gar keine Beziehung gebracht werden kann. Wir müssen vielmehr die Luftsäcke als einen besonderen

Theil des Respirationsapparates, als etwas »zu den Lungen Hinzugekommenes« (PAGENSTECHER [45]) betrachten.

Denken wir uns mit den fünf Bronchialöffnungen auf der Oberfläche jeder Lunge eben so viele recht dünnwandige Gummibälle in Verbindung und diese durch die Trachea so aufgeblasen, dass sie von den Seiten und oben her zwischen die Rumpfwand und Eingeweide, dann zwischen die einzelnen Eingeweide selbst sich einschieben, überhaupt in alle freien Räume, die Spalten und Vertiefungen der Rumpfhöhle eindringen und überall, wo sie mit den Körperwänden, oder einem der sog. Zwerchfelle in Berührung kommen, mit diesen eine feste Verbindung eingehen, so haben wir, abgesehen von der nur beschränkten Elasticität der Wandungen, ein grobes, aber treffendes Bild von der Anlage der Luftsäcke.

Jedoch die Luftsäcke bleiben nicht auf die Rumpfhöhle beschränkt. An geeigneten Stellen, besonders an der Austrittsstelle größerer Gefäß- und Nervenstämme, wie den Achselhöhlen und Leisten etc. treten ihre Ausstülpungen über die Grenzen der Leibeshöhle hinaus, um sich zwischen die lokomotorischen Muskeln, bei einigen Vögeln auch noch zwischen Haut und Muskulatur zu verbreiten (subkutane Pneumaticität). Endlich stehen sie entweder direkt oder indirekt durch die intermuskulären Fortsätze mit den Höhlen der pneumatischen Knochen des Rumpfes und der Extremitäten in offener Verbindung.

Zieht man nun in Betracht, dass die Eingeweide der Vögel nur einen medialen Theil der Rumpfhöhle einnehmen, so begreift man, dass die Ausdehnung der Luftsäcke eine ganz bedeutende ist und man staunt in der That, welche Dimensionen der Vogelkörper annimmt, wenn man die Respirationsorgane mit Luft oder Injektionsmasse ad maximum anfüllt.

Aus dieser kurzen Übersicht über das Wesen und die Verbreitung der Luftsäcke dürfte hervorgehen, dass es unmöglich ist, die Form der Luftsäcke, trotz ihrer durchaus typischen Anordnung und Vertheilung im Vogelkörper, nach Flächen, Rändern, Fortsätzen etc., wie dies sonst bei anatomischen Beschreibungen gebräuchlich ist, bis ins Einzelne wiederzugeben. Ihre Gestalt ist eben wesentlich abhängig von der Gestaltung der Umgebung, womit aber keineswegs gesagt sein soll, dass sie, wie man vielfach annimmt, einfache interstitielle Lücken ohne irgend welche Selbständigkeit der Form darstellen.

a. Zahl und Eintheilung der Luftsäcke.

Entsprechend der Anzahl der Bronchialöffnungen auf der Oberfläche jeder Lunge beträgt die Zahl der an diese sich anschließenden Luftsäcke jederseits fünf.

Von diesen fünf Paaren verschmilzt ausnahmslos das zweite in der Medianlinie der Brusthöhle zu einem unpaaren Sacke, durch dessen Vermittelung somit die Bronchien beider Lungen mit einander in Kommunikation stehen.

Von vorn nach hinten betrachtet, hat man die Luftsäcke folgendermaßen benannt:

1) die Cervicalsäcke (sacci cervicales),

2) der unpaare Interclavicularsack oder Clavicularsack (saccus interclavicularis),

3) die vorderen diaphragmatischen oder thorakalen Säcke (sacci intermedii anteriores),

4) die hinteren diaphragmatischen oder thorakalen Säcke (sacci intermedii posteriores),

5) die abdominalen Säcke (sacci abdominales).

Die drei ersten Säcke liegen in dem vor der Herzbasis gelegenen Theil des Cavum cardio-abdominale, ventral vom Septum pulmonale, das dritte und vierte Paar im Cavum subpulmonale zwischen dem Septum pulmonale und thoraco-abdominale, die abdominalen Säcke in der eigentlichen Bauchhöhle.

Demgemäß hat man die Luftsäcke in drei Gruppen: vordere, mittlere und hintere geschieden.

b. Die cervicalen Säcke.

(Vgl. Fig. 3*a* und Fig. 6 *Cv.S.*)

(Réservoirs cervicaux Milne Edwards, réservoirs supralaryngiens Gouillot, poches pneumatiques pectorales Jacquemin.)

Sie sind von birnförmiger Gestalt, paarig symmetrisch und größtentheils im Brusteingang bez. vor diesem, also außerhalb der Brusthöhle gelegen. Von der Lungenspitze entspringend, reichen sie ungefähr bis zur Mitte des letzten Halswirbels und umgeben den Grund des Halses von der Ventralseite her.

In der Medianlinie sind sie zum Theil nur durch eine gemeinschaftliche Scheidewand, in welcher die Carotidenstämme verlaufen, zum Theil durch den Ösophagus getrennt. Mit ihrer dorso-medialen Fläche grenzen sie an die ventro-lateralen Muskeln des Halses, mit

ihrer Basis an die Trachea, den Schlund und die Jugularvenen, die zwischen ihnen und den clavicularen Säcken in den Brustraum eintreten; außen sind sie von der Haut bedeckt.

Diese Säcke sind an sich von nur geringem Umfang, allein sie bilden eine Anzahl von Fortsätzen und Ausstülpungen, welche bei der Pneumatisation des Skelettes, besonders der Wirbelsäule, eine große Rolle spielen.

Von jedem der cervicalen Säcke zieht als erster dieser Fortsätze ein äußerst zartwandiger aber durchaus selbständiger Kanal nasalwärts bis zum Schädel. Diese Kanäle begleiten zu beiden Seiten der Medianebene, bedeckt von Muskelbündeln des Longissimus dorsi, die Vertebralarterie, mit der sie auch durch die Foramina intertransversaria hindurchziehen. Man hat diese Röhren desshalb auch Canales intertransversarii genannt (vgl. Fig. 3*a* und 3*b*, *VCvS*).

Im Niveau der sechs letzten Halswirbel schwellen dieselben zwischen je zwei Foramina intertransversaria zu einem kleinen spindelförmigen Säckchen an und aus jeder dieser Anschwellungen nehmen wieder weitere Ausstülpungen ihren Ursprung. Die einen von diesen treten durch die Zwischenwirbellöcher in den Rückenmarkskanal ein, um sich dorsal vom Rückenmark mit denen der anderen Seite zu einem gemeinschaftlichen Längskanal zu vereinigen vgl. Fig. 3*b*, *Sp*).

Nach den Angaben älterer Autoren, wie JACQUEMIN (27), GOUILLOT (23) und PAGENSTECHER (45), erstreckt sich der so entstandene mediane Längskanal bis in die Schädelhöhle. Dagegen erklärt ROCHÉ (49), der Verfasser der jüngsten Arbeit über die Luftsäcke der Vögel, dass er niemals eine Verlängerung dieses Kanals in die Gehirnhöhle gesehen habe. Bei den von mir untersuchten Vögeln konnte dieser Kanal in keinem Falle über den dritten Halswirbel hinaus verfolgt werden. Am ersten Rückenwirbel endet derselbe meist blind, oder aber steht er mit der ersten intercostalen Ausstülpung des cervicalen Sackes in Kommunikation.

Andere Fortsätze der Canales intertransversarii treten, von der inneren Wand der oben erwähnten Säckchen entspringend, durch die Foramina pneumatica in die pneumatischen Höhlen der Halswirbel ein, in denen sie sich ausbreiten.

Endlich entspringt aus der äußeren Wand jedes Säckchens ein keulenförmiger Fortsatz, der zwischen der Nackenfläche der Wirbel und den Streckmuskeln des Halses dorsal- und vorwärts zieht und

in einen kleinen Blindsack endet. Diese Fortsätze sind besonders bei den Palmipeden stark entwickelt.

Eine zweite, von jedem der cervicalen Säcke caudalwärts verlaufende Röhre verhält sich im Wesentlichen wie die vorige. Sie versorgt sämmtliche Rückenwirbel mit Luft, sendet spinale Zweige in den Rückgratskanal der Rückenwirbel, außerdem aber auch intervertebrale Zweige ventralwärts. Diese letzteren bilden zunächst kleine Wülste um die Costalgelenke, von welchen aus alsdann Fortsätze durch zahlreiche pneumatische Öffnungen auf der Innenfläche der Rippenbogen in die Innenräume der Rippen sich einsenken.

Bei Raubvögeln, besonders beim Bussard, fand ich endlich eine dritte Fortsetzung der cervicalen Säcke. Dieselbe zieht je als ziemlich weite, in regelmäßigen Abständen perlschnurartig eingeschnürte Röhre, nur vom Hautmuskel des Halses bedeckt, zu beiden Seiten der Spinalfortsätze nach oben bis zum Hinterhauptsbein, wo sie blind endet.

c. Der claviculare Sack.

(Vgl. Fig. 4, 5, 6 *Cl.S.*)

Saccus interclavicularis sive subbronchialis (Réservoir infralaryngien Gouillot, poche pneumatique sousclaviculaire Jacquemin, vordere thorakale Säcke Owen, Réservoir interclaviculaire Sappey, Réservoir claviculaire Milne Edwards).

Dieser unpaare Sack ist, wie schon früher ausgeführt wurde, durch mediane Verschmelzung zweier paarigen Anlagen entstanden, dem entsprechend er mit den Bronchien beider Lungen in Verbindung steht. Man unterscheidet an ihm eine mediane thorakale Hauptabtheilung und die paarigen extrathorakalen Fortsätze, welch letztere sich hauptsächlich zwischen den motorischen Muskeln der Vorderextremität ausbreiten.

α. Der mediane Theil des clavicularen Sackes.

Er nimmt den vom Schultergürtel und dem vordersten Abschnitt des Brustkorbes umschlossenen sog. prothorakalen Raum ein und erstreckt sich von der Fascie, die, zwischen den beiden Ästen der Furcula ausgespannt, die Brusthöhle nach vorn abschließt, bis zur Herzbasis und seitlich bis zu den thorakalen Säcken. Mit seiner ventralen Wand grenzt er an das Sternum, mit den Seitenwänden an das Schlüsselbein, das Coracoid, die beiden ersten Rippen, den vorderen Rand des Schulterblattes und die Querfortsätze der ersten

Halswirbel, dorsal ist er durch die Luftröhre, den Schlund, sowie die Jugularvenen von den cervicalen Säcken getrennt. Seine Wände verwachsen überall mit den sie umschließenden festen Theilen.

Da der prothorakale Raum durch die großen Gefäßstämme, die Trachea mit den Hauptbronchien, den Ösophagus etc. in ein System äußerst unregelmäßiger Unterabtheilungen zerfällt, die alle von dem clavicularen Sack vollkommen ausgefüllt werden, so ist es geradezu unmöglich eine genaue Beschreibung von der Gestaltung dieses Sackes zu geben; dies um so mehr, als gerade er — vollständig abhängig von der Umgebung und den umschlossenen Theilen — nicht nur bei verschiedenen Arten, sondern sogar bei verschiedenen Individuen einer und derselben Art in seinen einzelnen Unterabtheilungen, der Lage und Anzahl der Septen, Kommunikationsöffnungen und Falten große Verschiedenheiten aufweist.

Vollkommen irrig wäre es übrigens, wollte man, wie Cuvier[1], annehmen, dass das Herz mit den großen Gefäßen, dem Herzbeutel etc. frei im Innenraum des Luftsackes läge und so direkt von der Luft umspült würde. Die Luft kommt niemals mit der Oberfläche der Eingeweide unmittelbar in Berührung; sie bewegt sich nicht frei in den lufthaltigen Räumen und Spalten des Körpers, sondern ist immer eingeschlossen in die allerdings oft äußerst zartwandige Membran der Luftsäcke, die ihrerseits mit den Körperwänden, überhaupt mit allen festen oder wenig beweglichen Organen verwächst, an bewegliche bez. bewegte Körpertheile aber sich innig anschmiegt. Mit anderen Worten: die pneumatischen Räume sind nicht mit Luft, sondern mit zartwandigen Luftkissen ausgefüllt. Auf Ausnahmen hiervon werde ich bei der subcutanen Pneumatisation näher eingehen.

Ich habe diese allgemeinen Sätze hier bei der Beschreibung des clavicularen Sackes besprochen, weil gerade er gegentheilige Vorstellungen zu erregen geeignet wäre.

Von dem hinteren auf die Herzbasis stoßenden Theile dieses Sackes ziehen zunächst zwei langgezogene schmale Fortsätze zu beiden Seiten des Herzens längs der Seitenränder des Sternums caudalwärts bis zur Basis des Processus lateralis posterior sterni. Sie leiten die Luft in die pneumatischen Höhlen der Sternalrippen und der Seiten des Brustbeins. Zwischen diesen und in vielen

[1] Cuvier (15) unterschied zwischen leeren Luftsäcken, die nur Luft enthielten, und vollen, in denen Eingeweide gelegen seien.

Fällen mit ihnen zu einem Sacke verschmelzend, breitet sich eine mediane Ausstülpung (ventral vom Herzen) des clavicularen Sackes aus. Sie reicht bei manchen Arten bis zum hinteren Rande des Sternums. Ihre dorsale Wand spannt sich vorhangartig über die konkave Innenfläche des Brustbeins aus. Durch eine bei den verschiedenen Arten recht verschiedene Anzahl pneumatischer Öffnungen, welche längs der Medianlinie des Sternums vorhanden sind, dringt die Luft in die mittlere Partie und den Kamm dieses Knochens ein. Bei Tauben ist dieser Theil des Luftsackes eben so wie der folgende nur wenig entwickelt.

Endlich schiebt sich auch zwischen die Dorsalfläche des Herzens und die beiden diaphragmatischen Säcke eine Abtheilung des clavicularen Sackes ein, so dass also das Herz allerseits von Luftsäcken umgeben ist. Die drei beschriebenen perikardialen Fortsätze des clavicularen Sackes entsprechen in ihrer Gesammtheit der Cellula cordis CUVIER's. Ich fand sie beim Staar am besten ausgebildet.

β. Extrathorakale Fortsätze des Clavicularis.

(Vgl. Fig. 4, 7 *C.Cl.S* und Fig. 5 *pr.S.*)

Durch die in den Seitenbrustwänden zwischen dem Musculus coracobrachialis und pectoralis minor vorhandene Öffnung tritt, zusammen mit den Nerven- und Gefäßstämmen der vorderen Extremität, ein Fortsatz des clavicularen Sackes in die Achselhöhle ein, wo er sich zu zwei umfangreichen Ausstülpungen erweitert.

Die erste derselben ist von länglicher Gestalt und breitet sich als Saccus subscapularis unter dem Musculus subscapularis nach rückwärts bis zum Niveau der dritten Rippe aus (vgl. Fig. 3*a Ssp.S*), erreicht also das distale Ende der Scapula bei Weitem nicht. Dorsal liegt sie dem hinteren Ende des cervicalen Sackes ein Stück weit von außen auf und stößt mit ihrem vorderen Ende medial vom Coracofurculargelenk an den unpaaren Theil des clavicularen Sackes, mit dem sie bei Raubvögeln auch an dieser Stelle in offener Verbindung steht. Ein kleiner Fortsatz dieses Sackes tritt in die Scapula ein. Die Fasern des Musculus subscapularis strahlen theilweise in die Außenwand des Sackes aus, wodurch dieselbe die Beschaffenheit einer Aponeurose annimmt.

Die zweite dieser Ausstülpungen, der axillare Sack (*Ax.S* in Fig. 3*a* und 6), nimmt, ventral von der vorigen, den Raum der ganzen Achselhöhle ein. Gefäß- und Nervenstämme liegen ihr von

außen auf. Sie zerfällt in eine große Anzahl von Unterabtheilungen, die zwischen den Muskeln und Bändern dieser Gegend gelegen sind. Die größte von diesen füllt den Winkel, den der Oberarm mit dem Schulterblatt bildet, vollkommen aus, legt sich dem Schultergelenk von oben auf und sendet einen Fortsatz in die Lufthöhle des Oberarms (*Hm* in Fig. 4 und 6), dem sie die Luft zuführt. Die pneumatische Öffnung dieses Knochens finden wir am inneren Theile des Caput humeri unmittelbar vor der Crista humeri superior. Sie ist im Verhältnis sehr weit.

Eine zweite extrathorakale Verlängerung des clavicularen Sackes verlässt die Brusthöhle etwas vor und ventral von der früher beschriebenen zwischen dem Hinterrande des Coracoids und dem Musculus coraco-brachialis. Sie tritt unmittelbar in interstitielle Räume zwischen Musculus pectoralis maior und Musculus subclavius ein, wo sie sich zu einem Blindsack, dem Saccus subpectoralis (*Sp.S* in Fig. 3*a* und 4) erweitert. Obgleich dieser Sack den Saccus axillaris und subscapularis an Volumen, besonders bei guten Fliegern, bedeutend übertrifft, so füllt er den genannten intermuskulären Raum doch niemals ganz aus, vielmehr bleibt die caudale Abtheilung des letzteren vollkommen frei. Mehrere Fasern des Pectoralis major strahlen in die Membran dieses Sackes aus.

Auch in dem extrathorakalen Abschnitt des clavicularen Sackes herrschen bei verschiedenen Arten große Verschiedenheiten, sowohl bezügl. der Ausdehnung, als auch bezügl. der Zahl der einzelnen Ausstülpungen. Maßgebend für den Grad der Ausbildung dieser Luftsäcke ist unbedingt das Flugvermögen und dem entsprechend die Entwicklung der Pektoralmuskeln der betreffenden Art. So sind bei Raubvögeln und guten Fliegern überhaupt die subpektoralen und axillaren Säcke nicht nur mächtig entwickelt im Vergleich zu Thieren mit geringer Flugfähigkeit, sondern sie bilden auch eine wechselnde Anzahl sekundärer Ausstülpungen, welche sich zwischen alle um das Schultergelenk und den Oberarm gruppirten Muskeln und Aponeurosen einschieben, wie sie bei schlechten Fliegern niemals vorkommen.

d. Die diaphragmatischen Luftsäcke.

(Saccus intermedius anterior et posterior. Réservoirs thoraciques Sappey, Réservoirs diaphragmatiques Milne Edwards, Réceptacles sous-costaux Gouillot, Poche pneumatique sous-costal, Cellules hépatiques Jacquemin.)

1) Die vorderen diaphragmatischen Säcke.

(Vgl. in Fig. 3*a*, 4 und 7 *v.th.S.*)

Die diaphragmatischen Säcke nehmen als mittlere Gruppe jederseits den dorso-lateralen Raum ein, der durch das abdominale Zwerchfell von der Rumpfhöhle abgetheilt wird. Der vordere diaphragmatische Sack ist vom hinteren durch eine horizontale, von hinten und unten schief nach vorn und oben verlaufende Scheidewand getrennt. Jeder der beiden Säcke steht durch eine, oder der vordere auch durch mehrere Öffnungen mit den Bronchien in Verbindung. Die Lage dieser Übergangsöffnungen ist aus einem früheren Kapitel bekannt.

Die vorderen diaphragmatischen Säcke sind paarig und vollkommen symmetrisch. Sie grenzen seitlich an die laterale Randpartie des Sternums und an die Rippen, kopfwärts an den clavicularen Sack und das pulmonale Zwerchfell, dorsal an den hinteren diaphragmatischen Sack, medial sind sie durch das abdominale Zwerchfell vom Herzen, dem Ösophagus und der Leber getrennt; nach hinten (caudal) reichen sie bis zur letzten Sternalrippe.

Eine Kommunikation dieser Säcke mit den pneumatischen Höhlen des Brustbeins, wie sie STRASSER (54) bei Ardea cinerea gefunden hat, konnte bei keinem der von mir untersuchten Vögel nachgewiesen werden.

2) Die hinteren diaphragmatischen Säcke.

(Vgl. in Fig. 3*a*, 4, 7 und 8 *h.th.S.*)

Sie sind meist kleiner als die vorderen; es kommt jedoch auch das umgekehrte Verhältnis vor. Die Symmetrie ist bei ihnen nicht so streng durchgeführt als dies bei den vorderen der Fall ist, indem der linke Sack fast regelmäßig voluminöser ist, d. h. einen größeren Längendurchmesser aufweist als der rechte.

Sie sind begrenzt vorn (nasal) von der Ventralfläche der Lungen bez. dem pulmonalen Zwerchfell, lateral von den Vertebralrippen und der Bauchdecke, ventral von den vorderen Säcken. Ihre mediale Fläche bedeckt, abgesehen von dem abdominalen Zwerchfell, den abdominalen Luftsack und den Darm. Mit ihrem caudalen, in eine kurze Spitze auslaufenden Ende erreichen sie in allen Fällen die letzte Vertebralrippe, oder aber sie erstrecken sich vielfach über diese hinaus in die Beckenhöhle.

Die Membran der beiden diaphragmatischen Säcke verwächst

überall mit der Wand des subpulmonalen Raumes und kann auch künstlich nicht von derselben getrennt werden. Daher kommt es, dass diese Säcke, denen SAPPEY (50) gegenüber denjenigen der beiden anderen Gruppen eine ganz besondere Aufgabe für den Mechanismus der Athmung zuschreibt, bei der Eröffnung der Brusthöhle nicht kollabiren, wie es beispielsweise von den abdominalen Säcken geschieht.

Um sich von diesen Verhältnissen einen richtigen Begriff zu machen, muss man sich den subpulmonalen Raum einfach mit den Bronchialöffnungen in Verbindung gesetzt und mit der Membran dieser Luftsäcke austapezirt denken. Mit »Säcken« im wahren Sinn des Wortes hat man es hier eigentlich nicht zu thun.

e. Die abdominalen Säcke.

(Vgl. in Fig. 3*a*, 4, 5, 8 und 9 *A.S.*)

Sacci abdominales (Réservoirs abdominaux).

Sie sind paarig. Ihre Kapacität ist bedeutender als die aller übrigen Luftsäcke zusammen. Der linke Sack ist entsprechend der größeren Ausdehnung des linken hinteren diaphragmatischen Sackes und der Ausbildung des linken Eileiters beim Weibchen gewöhnlich kleiner als der rechte. Ausgehend von dem hinteren Lungenwinkel, wo der Hauptbronchus unmittelbar in diese Säcke übergeht, erstrecken sie sich, ungefähr in der Gestalt einer großbauchigen Retorte, über die Leber und den Magen hinweg durch die ganze Bauch- und Beckenhöhle.

Die Übergangsöffnung aus dem Hauptbronchus in diese Säcke liegt dorsal und etwas lateral von der konvexen Fläche der beiden Leberlappen, bei verschiedenen Arten mehr oder weniger von der Wirbelsäule entfernt.

Die Membran der abdominalen Säcke überkleidet dorsal die Bauchfläche der Nieren, die Vena cava, Arteria iliaca und die freie Innenfläche der Darm- und Sitzbeine, verwächst lateral eine Strecke weit mit der medianen Fläche des abdominalen Zwerchfells, während der ganze übrige Theil derselben als loser Sack frei in der Bauch- und Beckenhöhle aufgehängt ist. Eine mediale Verwachsung der Luftsackmembran mit dem Oviduct beim Weibchen und Vas deferens beim Männchen, wie sie GOUILLOT (23) und auch ROCHÉ (49) angiebt, habe ich nicht beobachtet.

In mäßig gefülltem Zustande fand ich die Hauptmasse dieser Säcke in der Bauchhöhle dorsal und ventral von Leber und Magen

zwischen dem abdominalen Zwerchfell bez. dem hinteren diaphragmatischen Sack und dem Darmtractus, in der Beckenhöhle als zwei eiförmige Blasen zu beiden Seiten der Kloake. Ventral stoßen die Säcke beider Seiten in der Medianlinie zusammen und umgeben so den Darm und Genitalapparat vollständig. Bei manchen Arten, wie z. B. Ciconia alba, liegen die Bauchluftsäcke fast ausschließlich über den Baucheingeweiden und erreichen die Ventralwand der Bauchhöhle nicht.

Im Bereiche der Beckenwirbelsäule bilden die abdominalen Säcke eine Anzahl von Ausbuchtungen, welche, am lateralen Rand der Nieren vorbei, zwischen den Querfortsätzen hindurchtreten und sich dorsal von den Nieren in den großen, von den Ossa ilei und dem Os sacrum gebildeten Knochenhöhlen ausbreiten. Die in diesen Vertiefungen gelegenen Nervengeflechte liegen außerhalb der so gebildeten Luftsäcke.

Früher hat man diese Exkavationen als besondere Säcke, réservoirs suprarénales, beschrieben (vgl. Fig. 8 *Spr.S*).

Von ihnen aus treten zahlreiche Fortsätze in das Innere der Lumbal- und Sacralwirbel ein, eben so in die Beckenknochen und das Steißbein mit Ausnahme des letzten Steißwirbels.

Ein weiterer Fortsatz dieser Luftsäcke tritt durch das Foramen obturatorium hindurch mit den Nerven und Gefäßen der hinteren Extremität nach außen und schwillt zwischen dem Caput femoris und dem Os ilium zu einem kleinen Luftsack an, der, bedeckt von den Muskeln dieser Region, das Hüftgelenk von allen Seiten umgiebt und bei Vögeln mit pneumatischem Femur (Raubvögel, Struthionen etc.) in das Innere dieses Knochens sich fortsetzt (vgl. *Hp* in Fig. 3*a*). Das betreffende Foramen pneumaticum ist weit und liegt auf der Innenfläche unmittelbar unter dem Kopf des Oberschenkels.

Beim Kasuar fand ich an Stelle der abdominalen Luftsäcke zwei Säcke von im Vergleich zu denen anderer Vögel sehr geringem Umfang. Dieselben schließen sich unmittelbar an das thorako-abdominale Septum an und bilden einen losen Überzug über die Ventralfläche der Nieren. Verbindungsöffnungen mit Bronchien aufzufinden, gelang mir nicht, obgleich die Orificien der übrigen Luftsäcke hier so weit sind, dass ein Finger bequem in dieselben eingeführt werden kann.

Nach den Untersuchungen Perrault's (46), Sappey's (50) und Anderer finden sich nun die gleichen Verhältnisse auch bei den übrigen Ratiten. Von den genannten Autoren wurde auch darauf

hingewiesen, dass diese Säcke mit Bronchien unmittelbar nicht in Verbindung stehen, vielmehr durch eine am Winkel des Hüftbeins gelegene Öffnung mit dem vertebralen Divertikel (der Rückenwirbel) der cervicalen Säcke kommuniciren. Diese Öffnung hatte ich ebenfalls wahrgenommen, aber für die Ursprungsstelle eines suprarenalen Fortsatzes dieses Sackes gehalten. Der letztere wäre somit als eine Ausstülpung des cervicalen Sackes aufzufassen und würden abdominale Säcke dem Kasuar und eben so den anderen Ratiten fehlen.

Die Membran der abdominalen Säcke ist außerordentlich zart und vollkommen durchsichtig, dabei aber sehr elastisch und dehnbar.

Es sei noch erwähnt, dass diese Luftsäcke ohne Anwendung einer Füllungsmasse zwischen den Baucheingeweiden kaum aufzufinden sind und erst sichtbar werden, wenn man Luft in die Trachea einbläst. Eben so vermisst man dieselben, wenn man einem lebenden Vogel die Bauchhöhle öffnet und erst, wenn die Athmung irgend wie erschwert ist, treten sie zu beiden Seiten der Kloake als unregelmäßige bläuliche Blasen hervor. Man ist daher leicht geneigt anzunehmen, dass diese Säcke bei ruhiger Athmung, wie sie in tiefer Narkose ausgeführt wird, oder in todten Thieren gar keine Luft enthalten. Dem ist aber nicht so; es findet vielmehr bei der Athmung, wie ich im physiologischen Theil zeigen werde, in diesem Sack gerade so ein regelmäßiger Luftwechsel statt, wie in den übrigen Luftsäcken. Der Grund, wesshalb man unter gewöhnlichen Umständen diese Säcke nicht wahrnimmt, ist außer in der Zartheit und vollkommenen Durchsichtigkeit der Membran darin zu suchen, dass die Thiere stets in der Rückenlage untersucht werden, wobei die abdominalen Säcke durch das Gedärm komprimirt werden.

In den vorstehenden Kapiteln wollte ich eine allgemeine Übersicht über die Morphologie der Luftsäcke geben. Die darin niedergelegten Befunde beziehen sich der Hauptsache nach auf die von mir besonders gründlich untersuchten Thiere: Tauben, verschiedene Rabenvögel und die bei uns heimischen Raubvögel.

Von diesen wohl allgemein gültigen Verhältnissen kommen, wie man schon bei der Untersuchung eines relativ beschränkten Materials erkennt, bei den verschiedenen Vogelgruppen zahlreiche Abweichungen in der Gestalt und im Volumen, der Anordnung und selbst der Zahl, ganz besonders aber bezüglich der sekundären Ausstülpungen und Fortsätze der Luftsäcke vor.

Die Gestalt der einzelnen Luftsäcke ist recht veränderlich, weil in erster Linie abhängig von der Gestaltung der benachbarten Organe.

Abweichungen in der Lagerung der verschiedenen Luftsäcke zu einander kommen besonders im Bereich der diaphragmatischen Säcke vor, in so fern dieselben häufig bis in die Bauchhöhle, ja selbst in die Beckenhöhle hineinragen. Bei vielen Sperlingsvögeln sind die vorderen und hinteren diaphragmatischen Säcke jeder Seite zu je einem Sack verschmolzen, so dass diese Vögel eigentlich nur sieben Luftsäcke hätten, während bei Ciconia alba zwischen hinterem diaphragmatischen Sack und abdominalen Sack sich jederseits ein kleiner Luftsack mit besonderer Bronchialöffnung einschiebt. Bei den Vulturinen bleiben nach Owen (44) die clavicularen Säcke dauernd getrennt und dergl. mehr.

Es war mir bei dem beschränkten Materiale, das mir zur Verfügung stand, nicht möglich, auf die morphologischen Verschiedenheiten, wie sie sich in den verschiedenen ornithologischen Gruppen darbieten, näher einzugehen.

Zum Studium der vergleichenden Anatomie fraglichen Apparates verweise ich auf die Arbeit von Georges Roché (49). Wir ersehen daraus, dass alle Vögel, gleichviel ob Carinaten oder Ratiten mit Luftsäcken ausgestattet sind, und dass diese Säcke im Vergleich zu den übrigen Organen des Körpers unverhältnismäßige Größe zeigen. Roché vertritt die Ansicht, dass der pneumatische Apparat der verschiedenen Ordnungen und Familien einerseits so tiefgreifende und konstante anatomische Unterschiede, andererseits wieder bei verwandten Gruppen so typische Homologien erkennen lasse, dass dieselben eben so gut bei der Klassifikation der Vögel zu Hilfe genommen werden könnten, wie verschiedene andere innere Organe und vor Allem auch das Gefieder.

Ich bin aus vorhin erwähnten Gründen nicht im Stande, mir ein Urtheil darüber zu bilden, wie weit diese Annahmen Roché's berechtigt sind. Jedenfalls ist aber aus seiner Arbeit ersichtlich, dass thatsächlich große morphologische Verschiedenheiten in dem besprochenen Apparate bestehen, und dass man nicht ohne Weiteres die anatomischen Verhältnisse, welche man bei der Ente und dem Huhn findet, verallgemeinern, d. h. auf alle Vögel ausdehnen und physiologisch verwerthen darf, wie dies von Seiten Sappey's (50) und Campana's (11) geschah. Auf diesen Umstand hat schon Strasser (54) aufmerksam gemacht. Ich werde auf die wichtigen Folgen dieser Thatsache im physiologischen Theil näher eingehen.

Wenn ich nun auf die Frage, ob und wie weit sich der pneumatische Apparat der Vögel für die Systematik verwerthen ließe, offen lassen muss, so stimme ich doch darin mit Roché (49) vollkommen überein, dass die biologischen Verhältnisse und in erster Linie das Flugvermögen einen großen Einfluss auf die Entwicklung der Luftsäcke ausüben.

Bei allen guten und insbesondere den großen guten Fliegern, gleichviel welcher Ordnung und Familie sie angehören mögen, sind die Luftsäcke und deren sekundäre intermuskuläre Ausstülpungen, sowie die Pneumaticität des Skelettes übereinstimmend viel stärker ausgebildet als bei Vögeln mit geringem Flugvermögen. So zeigen bei flugtüchtigen Raubvögeln die sog. axillaren und subpektoralen Säcke eine geradezu mächtige Entfaltung im Vergleich zu schlechten Fliegern der gleichen Ordnung, und die guten Flieger der allerverschiedensten Ordnungen lassen in dieser Beziehung durchaus analoge Einrichtungen erkennen.

Meiner Ansicht nach springen diese Unterschiede bez. Übereinstimmungen entschieden viel mehr ins Auge, als jene, welche die Verwandtschaft der verschiedenen Gruppen deren pneumatischen Apparat aufprägt. Der Gebrauch oder Nichtgebrauch dieser Organe war sicher in erster Linie für dessen Ausbildung maßgebend. Der gesteigerte Luftdruck bedingt durch die rasche Vorwärtsbewegung beim Fluge im Laufe der Zeit eine Erweiterung der Luftsäcke.

f. Subcutane Pneumaticität.

Eine ziemliche Anzahl von Vogelarten, worunter allerdings kaum eine unserer einheimischen, ist vor den übrigen durch ganz besondere und zugleich äußerst merkwürdige Einrichtungen, durch sog. subcutane Pneumaticität ausgezeichnet.

Nachdem schon vor zwei Jahrhunderten Méry (36) (1672), dann Hunter (26) (1772), Schneider (1804) und später Owen (44) nebst Anderen darauf hingewiesen hatten, dass beim Pelikan und einigen anderen Vögeln große Luftansammlungen zwischen Haut und Muskulatur vorhanden seien und man die Richtigkeit dieser Angaben allgemein bezweifelt hatte oder den Luftgehalt der Subcutis auf pathologische Processe zurückführen zu müssen glaubte, hat Milne Edwards (38, 39, 40) im Jahre 1865 eingehende Untersuchungen über diese Frage angestellt und unwiderleglich bewiesen, dass die Beobachtungen genannter Forscher durchaus richtig seien. Zugleich bewies er, dass jene Lufträume mit den Lungen und den Luftsäcken in direktem Zusammenhange stünden, indem es ihm leicht gelang, dieselben von der Trachea aus und umgekehrt die Luftsäcke des Körpers durch Öffnungen, die er in der Haut anbrachte, mit Luft zu füllen.

In der Folge wurde dann die Gegenwart von Luft unter der Haut bei zahlreichen Familien nachgewiesen, so bei allen Palmipeden der hohen See, wie den Pelikanen, Sula, Colymbus und Diomedea, — letztere »ein großer, plumper, aber mit der größten Leichtigkeit fliegender Vogel« —, sodann bei vielen Grallatoren, wie Palamedea, Ciconia, Leptoptilus, Mycteria, Phoenicopterus etc., ferner von den Scansores und hauptsächlich bei Bucerotiden und Tukanen, und auch sonst bei einer Reihe anderer Vögel, vielfach solchen, bei denen, wie beim Pelikan, auch das Skelett in hohem Grade pneumatisch ist.

Es handelt sich bei der subcutanen Pneumaticität um zweierlei im Grunde recht verschiedene Einrichtungen. Das eine Mal um mehr oder weniger umfangreiche subcutane Ausbreitung einzelner Rumpfluftsäcke oder von Luftsäcken, die mit den pneumatischen Höhlen der Schädelknochen kommuniciren, das andere Mal, und diese Form erscheint mir von höchstem Interesse, um einen freien Erguss der Luft in die Maschen des subcutanen und intermuskulären Bindegewebes.

Ich verweise zum Studium dieser Verhältnisse auf die Arbeiten von Milne Edwards (38, 39, 40), Boulart (10), Roché (49) und Fanny Bignon (9) und will hier beide Formen nur kurz an einigen Beispielen erläutern.

Bei Sula bassana hängt in der ganzen Pectoralgegend und im Bereich der Oberschenkel die Haut kaum mit den Muskeln zusammen. Es haben sich zwischen beide sehr weite, aber wohl abgegrenzte Luftsäcke, Fortsätze der Cervicalsäcke eingeschoben. Ähnliche Luftbehälter finden sich in der ganzen cervicalen Region zu beiden Seiten des Halses; diese kommuniciren jedoch mit den Fossae nasales.

Nach Fanny Bignon sind derartige subcutane Luftsäcke in der Nackengegend ziemlich häufig. (Ich habe solche bloß bei unseren großen Tagraubvögeln, besonders beim Bussard und Habicht, aber in geringer Ausdehnung, gefunden, bei diesen als Fortsetzung der cervicalen Säcke.) Auch Kommunikationen zwischen den cervicalen Säcken und den Lufthöhlen des Kopfes kommen vor.

Als Beispiel für die zweite Form der subcutanen Pneumatisation will ich kurz die Verhältnisse schildern, wie sie Milne Edwards beim Pelikan und R. Germain bei Buceros bicornis beschrieben haben. Schon bei leichtem Betasten dieser Vögel wurde deutliches Knistern sowohl im Gebiete des Rumpfes als auch der Extremitäten wahrgenommen. Nach künstlichem Aufblasen durch die Trachea konnte Milne Edwards aus dem Körper eines Pelikans $10^1/_2$ Liter Luft auspressen, wobei selbstverständlich noch eine Menge Luft in den Luftsäcken zurückblieb. Die Luft gelangt von den Lungen in die cervicalen Luftsäcke und von da durch besondere Öffnungen frei in die Maschen des intermusculären und subcutanen Zellgewebes.

Ganz analoge Verhältnisse fand Germain bei Buceros bicornis. Hier ist das subcutane Bindegewebe bis in die Spitzen der Flügel und in die Enden der Phalangen des Fußes lufthaltig. Die Haut liegt dem Körper bloß am Kopf und Schwanz an und ist durch mediane Scheidewände mit dem Rücken und der Brust verbunden. Auch zwischen den einzelnen Muskeln des Sternums und der Extremitäten befindet sich Luft. Der Körper ist also geradezu in Luft »gebadet« und bietet nach Abnahme der Haut das Bild des schönsten anatomischen Präparates. Muskeln, Gefäße und Nerven sind vollkommen isolirt, von Luft umspült (Germain).

Diese Vögel wären somit, wie sich Milne Edwards ausdrückt, in normalem Zustande aufgeblasen wie die Kadaver unserer Schlachtthiere, denen man das Zellgewebe künstlich aufbläst, um dem Fleische ein schöneres Aussehen zu verleihen. Vielleicht ließen sich diese Einrichtungen treffender mit einem Zustande vergleichen, der pathologisch zuweilen bei Säugern auftritt, dem sog. Hautemphysem.

Ich bemerke hierzu, dass in der Rumpfhöhle der Vögel überhaupt die Luftsäcke und deren Ausstülpungen das lockere Bindegewebe vielfach vertreten und also die größeren Gefäße und Nerven auch auf ihrem Wege nach der

Peripherie wie in der Achsel- und Leistengegend umhüllen. In Folge dessen heben sich dieselben vollkommen frei, wie präparirt, von der Umgebung ab. Besonders schön zeigt sich dies im Bereich der Wirbelsäule, wo man die Rückenmarksnerven mit ihren beiden Wurzeln und dem Intervertebralganglion ohne Weiteres klar übersehen kann.

Niemals aber kommt hier, worauf ich früher schon hingewiesen habe, die Luft mit den Geweben unmittelbar in Berührung, sondern ist immer durch die allerdings oft äußerst zarten und vollkommen durchsichtigen Membranen von ihnen geschieden. Ob nicht auch beim Pelikan, Buceros und anderen die subcutanen Lufträume von einer solchen Membran begrenzt sind?

g. Ausbreitung der Luftsäcke im Bereich des Skelettes.

Dass auch die Hohlräume der Knochen mittels der Luftsäcke mit den Bronchien in Verbindung stehen, wurde schon im vorigen Jahrhundert von John Hunter (56) und Camper (56) entdeckt.

Diese Verbindung kommt dadurch zu Stande, dass, worauf ich schon bei der Beschreibung der einzelnen Luftsäcke hingewiesen habe, besondere Fortsätze der letzteren durch die sog. Foramina pneumatica in die Hohlräume der Knochen eintreten und sich hier ausbreiten, wobei in Röhrenknochen das Mark atrophirt und resorbirt wird.

Der Eintritt der Luftsäcke in die Knochen erfolgt erst längere Zeit nach dem Ausschlüpfen des jungen Vogels, nämlich dann, wenn die Knochen ihre bleibende Größe erreicht haben und das Knochenmark seine Bedeutung für die Knochenbildung verloren hat. Vor dieser Zeit fehlen die Foramina pneumatica vollkommen.

Diese Thatsache bestätigt die Annahme Wildermuth's (58), dass die Durchbohrung der Compacta an der Stelle des späteren Porus pneumaticus durch aktives Vordringen und Wuchern der fibrillären Substanz der Luftsackmembran eingeleitet werde, wogegen Strasser (54) die Entstehung fraglicher Öffnungen nicht als Ergebnis einer aktiven Einwirkung des Luftsackes auf die Compacta betrachtet.

Anm. Bei jungen, aber flüggen Bussarden und einer Reihe anderer Vögel fand ich das Sternum größtentheils knorpelig; die Röhrenknochen waren alle noch markhaltig und von Luftlöchern noch keine Spur vorhanden.

Außer dem Knochenmark kommt beim Pneumatisationsvorgange auch ein großer Theil der Spongiosa und der inneren Schichten der Corticalis zum Schwinden. In Folge dessen erscheinen pneumatische Knochen mit markhaltigen verglichen sehr dünnwandig, sind aber äußerst dicht und spröde. Ihre Innenfläche ist nahezu glatt und die Spongiosa fast ausschließlich auf die proximalen Epiphysen beschränkt.

Die pneumatische Membran kleidet die Knochenhöhle ähnlich wie ein Periost vollkommen aus und geht auf die Knochenbalken der Spongiosa über. Sie ist noch feiner als die übrige Membran der Luftsäcke, ziemlich innig mit dem Knochen verbunden und lässt sich daher nur in kleinen Fetzen abziehen.

Die Ausbreitung der Knochenpneumaticität ist je nach den Arten sehr verschieden. Sie erreicht ihr Maximum bei Buceros und Palamedea, wo sämmtliche Knochen des Skelettes lufthaltig sind; diesen folgen Pelecanus, Sula, Tachypetes und Andere, bei denen nur die Phalangen des Fußes Mark enthalten. Allein diese Fälle müssen immerhin als Ausnahmen von der Regel betrachtet werden. Für gewöhnlich sind pneumatisch, abgesehen von den Kopfknochen, deren Höhlen nicht mit den Luftsäcken kommuniciren: der größte Theil der Wirbelsäule, Rippen, Sternum und Becken, Coracoid und Humerus, zuweilen auch Clavicula und Scapula, dessgleichen kommt bei Tagraubvögeln und großen Stelzvögeln der Oberschenkelknochen dazu.

Die kleinen Singvögel sollen nur einen geringen Grad von Knochenpneumaticität aufweisen. Ich fand aber bei allen ausgewachsenen Exemplaren, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, den Humerus pneumatisch. Bei kleinen und bei solchen Schwimmvögeln, die wenig oder gar nicht fliegen, dringen die Luftsäcke nicht in die Knochen der Gliedmaßen ein und in die Knochen des Rumpfskelettes bloß in beschränktem Maße. Bei den Struthionen ist der Humerus nicht, dagegen das Femur lufthaltig. Außerdem befinden sich Lufthöhlen im Becken, der Wirbelsäule, dem Coracoid und Sternum, jedoch sind diese Skelettstücke viel substanzreicher als die pneumatischen Knochen anderer Vögel. Endlich ist bei Apteryx und beim Pinguin kein Knochen pneumatisch.

Nach Strasser ist die Lufthaltigkeit der Knochen am ausgedehntesten bei großen, gut fliegenden Vögeln. Unter den bei uns heimischen Vögeln stehen in dieser Beziehung die Raubvögel weit oben an.

Im Folgenden will ich nochmals kurz zusammenstellen, von welchen Luftsäcken die verschiedenen Knochen mit Luft versorgt werden: Von den cervicalen Säcken: Hals- und Rückenwirbel, sowie Vertebralrippen; von dem clavicularen Sack: Clavicula, Coracoid, Scapula, Sternum und Sternalrippen, die pneumatischen Knochen der vorderen Extremitäten, letztere von der axillaren Ausstülpung dieses Sackes; von den abdominalen Säcken: Beckenknochen, Lenden-

und Kreuzwirbel und pneumatische Knochen der hinteren Extremitäten.

h. Bau der Luftsäcke.

Technik. Besonders eingehend wurde die histologische Struktur der Luftsäcke und deren Kapillarsystem untersucht. Zum Studium des letzteren wurden zahlreiche Gefäßinjektionen ausgeführt. Unter verschiedenen Hauptgefäßstämmen, von denen aus Injektionen versucht wurden, erwiesen sich die Jugularvenen für das venöse System und insbesondere für den Lungenkreislauf, und die Carotiden für das arterielle System und den Körperkreislauf als die zweckmäßigsten, weil dieselben leicht und ohne besondere Präparation erreicht werden können, während man zum Herz selbst nicht ohne Zerstörung der thorakalen und clavicularen Luftsäcke gelangen kann. Auch verursacht das Einführen und Befestigen der Kanüle bei den genannten Gefäßstämmen viel weniger Schwierigkeiten als beim Herzen selbst.

Als Injektionsmassen wurden Gelatine-Karminlösung, Gelatine mit Berliner Blau (Ranvier), beide in möglichster Verdünnung, und eine Mischung von Berliner Blaulösung mit Glycerin verwendet. Die Thiere wurden nach vorheriger Betäubung durch Halsschnitt getödtet und entweder lebenswarm vor Eintritt der Todtenstarre, oder besser nach deren Lösung injicirt. Auf diese Weise können die Kapillarsysteme, besonders aber die Lungenkapillaren, schön zur Anschauung gebracht werden. Das in Fig. 1 naturgetreu wiedergegebene Präparat wurde mittels dieses Verfahrens erhalten. Sollte der Unterschied zwischen arteriellem und venösem System zum Ausdruck gebracht werden, so wurden Doppelinjektionen gemacht.

Zur Sichtbarmachung der Epithelien und der übrigen Gewebsbestandtheile der pneumatischen Membran wurde das Versilberungsverfahren und Hämatoxylinfärbung, sowie Maceration in Kalilauge zur Anwendung gebracht.

So weit die Wandungen der Luftsäcke nicht mit ihrer Umgebung verwachsen, also eine freie Oberfläche besitzen, sind sie aus zwei Blättern zusammengesetzt und zwar

1) aus einem inneren, dem Cavum des Sackes zugewendeten Blatt, dem eigentlichen Grundgewebe mit dem Epithel und

2) einem äußeren serösen Überzug mit der Endothelbekleidung der serösen Höhlen.

Beide Blätter sind äußerst dünn und verschmelzen so vollständig mit einander, dass sie auch mit Hilfe des Mikroskops nicht mehr als besondere Blätter wahrgenommen werden. Die Existenz eines serösen Überzugs kann bloß an Stellen festgestellt werden, wo die Serosa den Luftsack verlässt und sich auf ein benachbartes Organ überschlägt, wie dies z. B. an der Ventralfläche der Nieren geschieht. Ich habe dies besonders deutlich beim Kasuar wahrgenommen.

Epithel und Endothel können leicht an einem und demselben

Präparat untersucht werden, indem das eine oder das andere deutlich wird, je nachdem man hoch oder tief einstellt.

Die Endothelien der Außenfläche erscheinen nach Silberbehandlung durchsichtig und fast homogen oder feinkörnig. Der Kern wird bei dieser Behandlung nicht deutlich. Die intercelluläre Kittsubstanz stellt ein zierliches Netzwerk dar, dessen einzelne Linien tief schwarz und fein geschlängelt erscheinen. Die sog. Stomata sind nicht selten.

Die Membrana propria besteht in der Hauptsache aus groben, leicht gewellten Bindegewebsfibrillen von bedeutender Länge. Dieselben sind zu dichten, reichen Bündeln zusammengelagert, die sich in allen Richtungen durchkreuzen, wobei aber eine gewisse Regelmäßigkeit nicht zu verkennen ist. Bindegewebszellen habe ich äußerst selten gesehen. Nach längerer Maceration in Kalilauge werden auch vereinzelte elastische Elemente in Form sehr langer, spiralig gewundener Fasern sichtbar.

Eine für die Mechanik der Athmung nicht unwichtige Frage ist die, ob die Wandungen der Luftsäcke Muskelfasern enthalten.

Leydig sagt hierüber, ihm däuche es, glatte Muskeln in ihrer Wand gesehen zu haben. Nach Eberth (17) »finden sich quergestreifte Muskeln im Allgemeinen sehr zahlreich, aber von wechselnder Ausbreitung. Die Hauptfundorte für dieselben sind die Ansatzstellen der Säcke und ihre Verbindungen mit den Bronchien«; hier erkennt man sie in Form »zahlreicher, ringförmig oder schräg oder radiär geordneter Muskelfasern«. Nach allgemeiner Angabe enthält auch der zwischen den Gabelästen der Furcula gelegene Abschnitt des clavicularen Sackes bei Raubvögeln eine ziemlich starke Lage quergestreifter Muskulatur.

Bei meinen Untersuchungen habe ich in der Membrana propria selbst niemals Einlagerungen von Muskulatur wahrgenommen. Die in Frage kommenden Muskeln sind zwar vorhanden, gehören aber nicht der Luftsackmembran an, sondern benachbarten Muskeln, von denen Fasern auf die Luftsackoberfläche ausstrahlen, um dann gegewöhnlich in feine Aponeurosen überzugehen, die ihrerseits mit der Wand der Säcke verschmelzen. Man kann dies sehr deutlich am axillaren Sack der Taube verfolgen, auf dessen lateraler Wand, vom ventralen Rand der Scapula entspringend, eine Reihe von Muskelfasern ausstrahlen und sich, aponeurotisch geworden, mit dieser verbinden. An den Verbindungsstellen der Luftsäcke mit den Bronchien sind es Fasern der sog. Perrault'schen Lungenmuskeln, welche auf den Anfangstheil der Luftsäcke sich fortsetzen und diese in der von Eberth geschilderten Weise umlagern.

Es wäre auch gar nicht zu erklären, wie in einer so zarten Membran, wie sie die Wandungen der Luftsäcke durchweg darstellen, und der eine aktive Thätigkeit gar nicht zukommt, quergestreifte Muskulatur auftreten sollte. Für die Richtigkeit meiner Ansicht spricht ferner der Umstand, dass solche Muskeln bloß da zu finden sind, wo sich die Luftsäcke mit der Nachbarschaft verbinden.

Was die allerdings unbestimmten Angaben LEYDIG's bezüglich der glatten Muskeln betrifft, so nimmt man in der medialen Wand der diaphragmatischen Säcke — aber auch nur in dieser — regelmäßig zahlreiche, in einer Ebene gelegene in paralleler Richtung mit einander verbundene glatte Muskelzellen wahr; man erkennt sie nach Hämatoxylin- oder Pikrokarminfärbung leicht an ihren stäbchenförmigen Kernen. Allein auch sie sind nicht dem Grundgewebe der Luftsäcke zuzuzählen, sondern den abdominalen Diaphragmen, mit denen die betreffende Wand der Säcke so innig verschmilzt, dass beide in scheinbar eine Membran aufgehen. Auf diese Muskelzellen habe ich bereits bei Beschreibung der Zwerchfelle hingewiesen.

Bevor ich zu dem Gefäßsysteme der Luftsäcke, dessen Erläuterung eigentlich hierher gehört hätte, übergehe, will ich noch das Nähere über das Epithel derselben mittheilen.

Nach VALENTIN und PURKINJE tragen die Luftsäcke ein Flimmerepithel. Diese Angabe hat LEYDIG dahin korrigirt, das Epithel sei nur stellenweise ein flimmerndes, und zwar in jenen den Luftlöchern der Lungen zunächst liegenden Partien, außerdem cilienlose Plattenzellen (EBERTH). STRICKER, EBERTH (17) und Andere beschreiben dasselbe als sehr zarte Plattenepithelien, deren Kerne häufig schwer nachweisbar sind. Diese Ansicht wird im Allgemeinen auch in den neuesten Arbeiten vertreten.

Sollen die Epithelien schön zur Darstellung gebracht werden, so wird die Membran dem eben durch Dekapitation getödteten Thiere rasch aber vorsichtig entnommen, ohne abzuspülen in halbprocentige Silbernitratlösung übertragen, in dieser möglichst ausgebreitet und dann nach dem bekannten Verfahren weiter versilbert[1].

Ist die Versilberung gelungen, so ergiebt sich Folgendes (vgl. Fig. 2): Die (innere) Epithelbekleidung der Luftsäcke besteht zum größeren Theil aus einer einfachen Lage zarter aber verhältnismäßig großer platter Zellen. Dieselben sind von unregelmäßig vier- bis sechseckiger Gestalt mit feinen, durchaus geradlinigen, häufig zer-

---

[1] Man lässt das Thier am besten verbluten, da sonst die Luftsackmembran bei Eröffnung der Bauchhöhle mit Blut beschmutzt wird und abgespült werden muss.

klüftet erscheinenden Begrenzungslinien (Zwischenkittsubstanz). Der größte Durchmesser dieser Zellen beträgt 26—38 μ. Der Zellinhalt erscheint homogen oder höchstens feinkörnig getrübt. Ein Zellkern ist in den meisten dieser Zellen nicht nachweisbar, zuweilen aber — in der Umgebung der unten beschriebenen Zellgruppen — blass angedeutet. An einer Stelle wollte es mir scheinen, wie wenn eine große derartige Platte durch zwei feingestrichelte (----) schiefwinkelig gekreuzte Linien in vier Theile getheilt wäre, von denen jeder mit einem matten, nahe an der Kreuzungsstelle gelegenen Kern versehen war (Fig. 2). Ich bemerke aber, dass ich bei der großen Anzahl von untersuchten Präparaten eine solche Anordnung nur ein einziges Mal gesehen habe.

Zwischen diesen großen Platten liegen nun Zellen scheinbar ganz anderer Natur. Selten einzeln, meist in Gruppen von drei bis neun Stück zusammengelagert, stets aber im Vergleich zu den anderen Zellen in bedeutender Minderzahl vorhanden, fallen sie schon beim ersten Anblick durch ihre starke Braunfärbung, den granulirten Inhalt und einen deutlichen Kern auf.

Sie sind nur etwa die Hälfte, vielfach aber bloß ein Drittel so groß wie die übrigen Epithelzellen, von der Fläche gesehen anscheinend von kugeliger oder eiförmiger Gestalt, zuweilen auch an der Peripherie größerer Gruppen mehreckig, d. h. kubisch oder platt, und im letzteren Falle von etwas hellerer Farbe. Der blasige Kern zeigt drei bis vier deutliche Kernkörperchen und nimmt immer etwa die Hälfte des ganzen Zellleibes ein. Begrenzt sind diese Zellen von einem breiten Ring dunkler Kittsubstanz. Auf Querschnitten zeigen die (in der Flächenansicht) scheinbar kugeligen oder eiförmigen Zellen die Gestalt kurzer dicker Spindeln.

Präparate, die mit Hämatoxylin gefärbt sind, geben in so fern ein etwas verändertes Bild, als man bei ihnen auch in den großen platten Zellen fast regelmäßig einen runden, ovalen, seltener nierenförmigen Kern wahrnimmt, der aber immer relativ klein ist; hierdurch tritt der Unterschied zwischen beiden Zellarten weniger deutlich hervor.

Diese kleineren Zellen sind bis jetzt in der Membran der eigentlichen Luftsäcke noch nicht nachgewiesen worden; hingegen fanden WILDERMUTH (58) und nach ihm FICALBI (20) in der Epithelauskleidung des intrahumeralen Fortsatzes der axillaren Säcke unter den gewöhnlichen Plattenepithelien Zellen, die offenbar mit den von mir beschriebenen identisch sind.

WILDERMUTH sagt an betreffender Stelle: »Ein eigenthümliches und, wie mir scheint, namentlich bei jüngeren Thieren vorkommendes Bild besteht darin, dass eine um die Hälfte oder ein Drittel kleinere Zelle radienförmig von großen Zellen umlagert wird. Die kleinen Zellen unterscheiden sich von den größeren auch noch durch einen braunen Ton, den sie bei der Silberbehandlung annehmen«.

In ganz ähnlicher Weise spricht sich FICALBI aus.

Während FICALBI sich die Bedeutung dieser Zellen nicht erklären kann, betrachtet sie WILDERMUTH als Schaltzellen, welche bei ihrem weiteren Wachsthum die sie umgebenden Zellen aus einander treiben und so zur Vergrößerung der Oberfläche beitragen sollen.

Da ich in den Hauptabschnitten der Luftsäcke in der Regel größere Gruppen solcher Zellen beobachtet habe, und sich an der Peripherie dieser Gruppen häufig abgeplattete Elemente, also Übergänge zu den gewöhnlichen Epithelien (auch WILDERMUTH hat solche Übergänge gesehen) finden, so dürften dieselben als Wachsthumsbez. Ergänzungscentren betrachtet werden und ihnen die Aufgabe zuzusprechen sein, durch ihre Vermehrung und nachheriges Flächenwachsthum das nöthige Material zur Vergrößerung der Oberfläche oder zum Ersatz verloren gegangener Zellen zu liefern. Dabei wäre nicht ausgeschlossen, ja scheint mir sehr wahrscheinlich, dass, wie KÖLLIKER für das Alveolarepithel der Menschenlungen annimmt, die großen Platten durch Verschmelzung mehrerer kleiner Zellen entstehen.

Jedenfalls stehen die großen Plattenepithelien mit den kleineren, eiweißreichen, jugendlichen Zellen in genetischem Zusammenhang.

i. Blutgefäßsystem der Luftsäcke.

Wenn man auf der einen Seite das geringe Volumen der Vogellunge und die im Verhältnis dazu enorme Ausdehnung der Luftsäcke, auf der anderen Seite den lebhaften Stoffwechsel, die hohe Bluttemperatur und große Leistungsfähigkeit und das daraus entspringende hohe Sauerstoffbedürfnis des Vogelorganismus in Betracht zieht, so drängt sich uns die Vermuthung auf, dass die Luftsäcke, Zwecks Erweiterung der Berührungsfläche zwischen Luft und Blut, eben so wie die Lungen mit reichen Kapillargefäßnetzen der Arteria pulmonalis oder anderer Venenstämme ausgestattet seien und somit als accessorische Organe für die Hämatose aufgefasst werden müssen.

Allein die anatomische Untersuchung bestätigt diese so nahe liegende Vermuthung nicht; sie lehrt uns — und das gilt eben so für gute wie für schlechte Flieger und Laufvögel — dass die Wan-

dungen der Luftsäcke, wenigstens in ihren Hauptabschnitten, geradezu gefäßarm sind.

Es sind nur wenige und verhältnismäßig schwache Äste des Aortensystems, welche von der Nachbarschaft auf sie übertreten, sich in langgestrecktem Verlauf in den Luftsäcken verbreiten und deren Verzweigungen ohne Bildung umfangreicher Kapillarnetze in Ästen der Vena cava sich sammeln. Arterie und Vene verlaufen meist neben einander, zuweilen wird die Arterie beiderseits von einer Vene begleitet.

So werden, um kurz auf Einzelheiten einzugehen, die clavicularen Säcke von den Rami musculares und cutanei der Carotiden aus mit Blutgefäßen versorgt; ihre Venen münden auf indirektem Wege in die Jugularvenen. Die extrathorakalen Fortsätze dieser Säcke erhalten Zweige von der Arteria thoracica externa und axillaris, die Venen ergießen sich in die Vena axillaris und pectoralis externa.

Die Gefäße der thorakalen Säcke sind sehr leicht aufzufinden. Sie verlaufen zwischen deren medialer Wand und dem abdominalen Zwerchfell und entstammen der Arteria sternalis und thoracica interna. Wahrscheinlich erhält die laterale Wand dieser Säcke auch Blut aus den Intercostalarterien.

Am schwierigsten sind die Blutgefäße in den großen abdominalen Säcken nachzuweisen. Man kann große Stücke ihrer Membran untersuchen, ohne auch nur auf eine Kapillare zu stoßen; in dem mit der Beckenwandung verbundenen Theile derselben sind Gefäße etwas häufiger. Ihren Ursprung konnte ich zwar nicht sicher nachweisen, ich glaube aber mit der Annahme nicht fehl zu gehen, dass es kleine Zweige der Arteria pelvica interna sind, welche sie versorgen.

Eine unmittelbare Kommunikation zwischen dem Gefäßsystem der Lungen und dem der Luftsäcke, die ja leicht an den Ursprungsstellen der letzteren nachweisbar sein müsste, besteht nicht.

Außer an Injektionspräparaten kann man die Gefäße der Luftsäcke an lebenden Thieren wahrnehmen, wo sie sich durch ihre rothe Farbe von der durchscheinenden Membran abheben. Die Kapillaren werden auch durch Versilberung sichtbar.

Wenn nun auch ziemlich bestimmt angenommen werden darf, dass das Blut auf seinem Weg durch die Gefäße der Luftsäcke einen Verlust an Sauerstoff nicht erleidet, weil ja ein wirkliches Hindernis dem Einwirken der Luft auf das Blut bei dessen Durchgang durch die Kapillaren kaum im Wege steht, so kann selbst-

verständlich das Gefäßsystem der Luftsäcke doch nicht als ein respiratorisches betrachtet werden; es handelt sich hier vielmehr bloß um ernährende Gefäßzweige, wie sie jeder Theil des Körpers mehr oder weniger reich enthält.

Im Gegensatz zu den Hauptabschnitten der Luftsäcke fand ich in der auskleidenden Membran der pneumatischen Knochenhöhlen regelmäßig ziemlich dichtmaschige Netze wirklicher Kapillaren. Sie bilden einen nicht unbeträchtlichen Bestandtheil der hier außerordentlich dünnen Membran und sind höchstens durch das zarte Plattenepithel von der Luft geschieden. Besonders reichlich sind sie in der schwammigen Diploe vorhanden.

Diese Kapillarnetze hat bereits WILDERMUTH (auf dessen Arbeit ich aber erst nach Abschluss meiner Untersuchungen aufmerksam wurde) im Humerus der Taube und des Huhnes nachgewiesen. Meine Untersuchungen erstrecken sich zwar auch bloß auf große Knochen, wie den Humerus, das Femur, Coracoid und Sternum, doch lässt sich wohl annehmen, dass das gleiche auch für die übrigen pneumatischen Knochen zutrifft.

WILDERMUTH nimmt an, dass diese Kapillaren fast durchaus in einer Ebene gelegen seien. Ich habe dies nicht bestätigt gefunden und glaube, dass dieselben mit den Gefäßen der HAVERS'schen Kanäle und somit durch die Vermittelung dieser auch mit den Gefäßen des Periostes kommuniciren.

Auch das Kapillarsystem der pneumatischen Membran ist arteriellen Ursprungs, und zwar wird ihm das Blut auf mehreren Wegen zugeführt; einmal durch Gefäße, welche mit dem Luftsack durch die Foramina pneumatica eintreten, sodann durch die ernährenden Arterienzweige des betreffenden Knochens. Zwischen beiden bestehen vielfache Anastomosen. Die Venen verlassen die Knochenhöhlen auf dem gleichen Wege, auf dem die Arterien eintreten, und münden in benachbarte Körpervenen.

Im Folgenden will ich, wie oben für die Luftsäcke, auch für die einzelnen pneumatischen Knochen die zuführenden Gefäße kurz namhaft machen:

Die Halswirbel erhalten je zwei Zweige, einen dorsalen und einen ventralen von der Arteria vertebralis ascendens, bei ihrer weiteren Verästelung treten dieselben auch in den Rückenmarkskanal ein. In der gleichen Weise werden der erste bis sechste Brustwirbel von der Arteria vertebralis descendens mit Blutgefäßen versorgt, während Lenden- und Sacralwirbel von der Arteria

lumbalis versehen werden. Der **Humerus** erhält sein Blut von zwei Ästen der Arteria axillaris, nämlich der Arteria circumflexa humeri anterior und posterior, letztere wieder ein Ast der Arteria profunda brachii. Die erstere sendet einen Zweig mit den Luftsäcken ins Innere der Knochenhöhle, während von der Circumflexa posterior die eigentliche Arteria nutritiva ihren Ursprung nimmt. Von der letzteren werden auch die Gefäße des Periostes gespeist. Ganz analog wird das **Femur** von Ästen der Cruralis, der Circumflexa femoris profunda und der Nutritiva femoris versorgt. Das **Sternum** erhält starke Zweige von der Arteria sternalis, welche durch die auf seiner Innenfläche gelegenen Luftlöcher eintreten, ferner Zweige von der Mammaria interna, welch letztere auch die Sternalrippen versieht. Die Gefäße der **Vertebralrippen** entstammen den Intercostalarterien, diejenigen des **Beckens** der Arteria iliaca.

II. Zur Physiologie der Athmung der Vögel.

Obgleich es, wie aus der folgenden kurzen historischen Übersicht zu ersehen ist, an Hypothesen und Theorien über die physiologische Bedeutung der Luftsäcke nicht fehlt, so herrscht doch über diese Frage bis heute noch ziemliche Unklarheit.

Die bisherigen Anschauungen sind mehr spekulativer Natur als experimentell begründet und dabei vielfach auf falschen anatomischen Voraussetzungen aufgebaut.

Historische Übersicht.

Als Entdecker der Luftsäcke ist Coitier (1623) zu nennen. Derselbe wies erstmals auf die Unterschiede zwischen dem Respirationsapparat der Vögel und dem der Säugethiere hin, stellt die Verwachsung der Lungen mit der Brustwand fest — die übrigens schon Aristoteles bekannt war — und beschrieb die beiden Zwerchfelle als fibröse Septen.

Die Luftsäcke hält er für lufthaltige seröse Höhlen, deren Bedeutung er sich nicht erklären kann, weil er ihre Verbindung mit den Bronchien nicht erkennt.

Die ersten Mittheilungen über die Athmungsvorgänge bei den Vögeln sind uns von Harvey (1651 [24]) überkommen. Er sah, dass die Luftsäcke vermittels besonderer Öffnungen mit den Lungen kommuniciren, und dass sich die Luft frei in dieselben ergießt, vergleicht sodann die Luftsäcke mit dem Luftreservoir der Schlangen und schreibt ihnen die Aufgabe zu, die Ventilation der Lungen zu unterstützen.

Nach ihm beschäftigt sich Perrault (1666 [46]) in eingehender Weise mit den Respirationsorganen der Vögel und speciell mit ihrer Funktion. Er beschreibt die thorakalen und abdominalen Luftsäcke, die beiden Zwerchfelle

und die sog. Lungenmuskeln bei einer Anzahl Strauße und Adler und stellt eine in ihren Grundzügen heute noch geltende Athmungstheorie auf, nach welcher zwischen den vorderen und hinteren Luftsäcken in den verschiedenen Phasen der Athmung ein Antagonismus bestände.

Da ich im Laufe meiner Abhandlungen versuchen werde, diese Theorie als durchaus unzutreffend zu widerlegen, so will ich dieselbe in der Übersetzung hier wiedergeben. PERRAULT drückt sich aus:

»Wenn der Brustkorb durch die Thätigkeit der Muskeln sich erweitert, tritt die Luft in die Lungen, und von diesen aus gleichzeitig in die Luftsäcke ein; man muss aber beachten, dass dies nur für diejenigen Säcke zutrifft, welche von dem Brustkorb umschlossen sind, denn es ist keine Kraft vorhanden, welche eine Erweiterung der Luftsäcke des Bauches bewirken und so der Luft Gelegenheit geben könnte, in diese einzutreten. Dieselben sinken im Gegentheil in sich zusammen und treiben die Luft, welche sie enthalten, nach den Lungen hin. Wird dann durch Verkleinerung des Brustraumes die Luft aus den Brustluftsäcken ausgetrieben, so entweicht ein Theil derselben durch den Kehlkopf nach außen, der andere Theil strömt in die Luftsäcke des Bauches und bringt diese in der gleichen Zeit zum Anschwellen, in der die Luftsäcke der Brust sich entleeren.

Wenn hierauf durch abermalige Dilatation des Thorax dessen Luftsäcke sich wiederum füllen, erhalten sie nicht bloß Luft von außen durch den Kehlkopf, sondern auch aus den Luftsäcken des Bauches, welche in derselben Zeit zusammengedrückt werden, in der sich die vorderen erweitern.«

1672 sprachen sodann MÉRY (36) und PERRAULT die Ansicht aus, dass die Luftsäcke des Bauches die Verdauung beförderten, indem sie durch ihre abwechselnde Erweiterung und Verengerung den Darminhalt besser durchmischten und dessen Weiterbeförderung unterstützten.

Im Jahre 1689 wurde von den Mitgliedern der Akademie der Wissenschaften die Athembewegungen eines lebenden Vogels beobachtet und durch Augenschein festgestellt, dass bei der Inspiration die Brust sich erweitert, das Sternum sich von der Wirbelsäule entfernt und die Rippen aus einander rücken, während der Bauch sich gleichzeitig einzieht, und dass umgekehrt bei der Exspiration das Brustbein sich der Wirbelsäule nähert, die Rippen wieder zusammenrücken und der Bauch sich wieder emporhebt.

Bei der hierauf vorgenommenen Eröffnung der Bauchhöhle nahm man wahr, dass bei der Ausathmung die Bauchsäcke sich mit Luft füllten und die Zwerchfelle sich von den Rippen entfernten. Hiermit sollte der Beweis für die Richtigkeit der PERRAULT'schen Theorie erbracht sein.

Im Februar 1771 machte PETER CAMPER (56) zufällig die damals in der wissenschaftlichen Welt außerordentliches Aufsehen erregende Entdeckung, dass die Knochen der Vögel hohl sind und diese Knochenhöhlen mit den Luftsäcken und den Lungen kommuniciren.

Die gleiche Entdeckung machte, ohne von derjenigen CAMPER's Kenntnis zu haben, drei Jahre später HUNTER (56). Und nun entstand zwischen Beiden ein lebhafter Streit über die Bedeutung der Knochenpneumaticität. CAMPER war der Meinung, dieselbe bezwecke einzig und allein eine Verminderung des specifischen Gewichtes, wogegen HUNTER die Ansicht vertrat, die Hohlräume der Knochen dienten dem Vogel als Luftreservoire während des Fluggeschäftes.

HUNTER bewies auch durch Experimente, dass ein Vogel nach vollstän-

digem Verschluss der Luftröhre die Athmung durch eine im Oberarm angebrachte Öffnung unterhalten kann.

Die Ansicht HUNTER's, dass die Luft in den Luftsäcken und Knochenhöhlen eine chemische Veränderung in ihrer Zusammensetzung nicht erfahre, wurde später von RICHARD OWEN, der HUNTER's Schriften mit Anmerkungen versah, bestritten. OWEN sucht eine Hauptfunktion dieser Räume in einer förmlichen Respiration, ohne sich darüber auszusprechen, wie diese zu Stande kommen solle, ob durch direkte Einwirkung der Athemluft auf die Gewebe oder durch Vermittelung des Blutes.

MICHAEL GIRARDI veröffentlichte im Jahre 1784 eine ziemlich genaue Arbeit über die Athemwerkzeuge der Vögel. Er beschreibt den unteren Kehlkopf und dessen Muskeln, die Lungen und Zwerchfelle, sowie die Luftsäcke, einzeln, nach Lage, Gestalt etc. Auch er macht am lebenden Vogel die Beobachtung, dass bei der Inspiration die Luftsäcke der Brust sich erweitern, während sich die des Bauches zusammenziehen, und dass bei der Exspiration die ersteren sich zusammenziehen, während sich die letzteren erweitern. Die Nützlichkeit der Luftsäcke besteht nach ihm in der Verminderung des Körpergewichtes und der Verstärkung der Stimme.

Im Jahre 1802 theilt ALBERS (1) die Ergebnisse seiner Untersuchungen über das Athmen der Vögel durch amputirte Röhrenknochen bei unterbundener Luftröhre mit, welche zunächst die Befunde HUNTER's bestätigen. Ein Hahn, mit dem dieses Experiment ausgeführt wurde, lebte noch sieben Stunden. Außerdem brachte ALBERS nach künstlichem Verschluss der Trachea mit der Lufthöhle des Oberarms eine mit Kohlensäure gefüllte Blase in Verbindung und will hierbei einen Hahn fünf, eine Ente sieben Minuten lang am Leben erhalten haben. Brachte er statt der Kohlensäure Stickstoff zur Anwendung, so trat der Tod schon nach drei Minuten ein.

Nachdem eine Krähe, mit der ich den gleichen Versuch anstellte, wobei aber an Stelle der Kohlensäure dekarbonisirte Luft angewendet wurde, schon nach $3^1/_2$ Minuten erstickte, glaube ich allen Grund zu haben, gleich hier meinen Zweifel an der Zuverlässigkeit dieses Versuches ALBERS' Ausdruck zu geben. Abgesehen davon, dass dessen Ergebnis allen physiologischen Grundsätzen widerspricht, ist es auch mit dem Ergebnis, zu dem ALBERS mit Stickstoff gelangte, gar nicht in Einklang zu bringen, besonders wenn in Betracht gezogen wird, dass die Gase unter erhöhtem Druck auf das Blut einwirkten.

Brachte ALBERS mit dem geöffneten Humerus einen mit Sauerstoff gefüllten Ballon in Verbindung, so war das Versuchsthier eine Stunde lang sehr lebhaft, starb aber nach drei Minuten, wenn er den Sauerstoff durch Kohlensäure ersetzte.

In einer Inaugural-Dissertation über die Athmungsorgane der Vögel giebt FULD (1816 [21]) unter Anderem eine gute Beschreibung der Pleura und betrachtet die Zwerchfelle als Theile dieser Membran. Aus den anatomischen Einrichtungen schließt FULD, dass sich Thorax und Abdomen synchron erweitern und verengern, so dass die Luft in die Lungen und alle Luftsäcke gleichzeitig ein- und ausströmt.

Eine 1825 von Colas (13) verfasste Arbeit behandelt hauptsächlich die Struktur der Vogellunge. Verfasser weist die Kommunikation zwischen benachbarten Lungenpfeifen und Alveolen nach und vergleicht den Respirationsapparat der Vögel mit einer Röhre, die an einem Ende offen ist, mit dem anderen Ende in eine Blase führt und in deren Lumen eine schwammige Masse eingefügt ist, welch letztere von der Luft bei der Inspiration und Exspiration passirt wird.

Dieser treffende Vergleich wurde später auch von Cuvier (15), Paul Bert (6), Campana (11) und Anderen, wenn auch in etwas abgeänderter Form, angewendet.

Nach Jacquemin (1836—1842 [27]), dessen Arbeiten, besonders aber diejenige über die Pneumaticität des Skelettes durch zahlreiche Irrthümer auffallen, indem er z. B. erklärt, sämmtliche Knochen der guten Flieger seien pneumatisch, — findet die Oxydation des Blutes nicht bloß in den Lungen, sondern auch in den Luftsäcken statt; die Luft wirkt in der Peripherie durch die Membran der Luftsäcke und die Wände der Arterien, Venen, Kapillaren und Lymphgefäße hindurchdiffundirend auf das Blut ein. Diesen Vorgang nennt Jacquemin Tracheenathmung. Der weitere Nutzen der Luftsäcke besteht nach Jacquemin in einer Vermehrung der Körperoberfläche, einer Verminderung des specifischen Gewichtes durch Erwärmung der in den Luftsäcken enthaltenen Luft und Austrocknung des Knochenmarks und der Körperflüssigkeiten, sowie in einer Steigerung der Körperelasticität.

Die Lehre, wonach in den Luftsäcken eine (extrapulmonale) Blutregeneration vermittelt würde, hat nur wenige Anhänger gefunden und ist in neuerer Zeit vollständig verlassen worden, und doch sind gerade mit von den besten Männern unserer Wissenschaft, wie Cuvier, Owen (44), Meckel (34), Milne Edwards (37) u. A. für dieselbe eingetreten.

Cuvier (15) kennzeichnet die Vögel kurz als »Wirbelthiere mit doppelter Respiration« und betrachtet die Luftsäcke als sekundäre Lungen. Er unterscheidet zwischen leeren Säcken, welche bloß Luft enthalten (cellules vides) und Eingeweidesäcken, welche Herz, Leber, Magen und Gedärme umhüllen (cellules pleines). Den ersteren obliegt die Ventilation des eigentlichen Lungenparenchyms, die letzteren dienen dazu, die Luft nach allen Theilen des Körpers hinzuleiten, »um sie zum zweiten Male in mehr oder weniger innige Berührung mit dem Ernährungsfluidum zu bringen«. Die Oxydation des Blutes vollzieht sich somit einmal in den Kapillaren der Lungen, dann aber zum zweiten Male in den Kapillaren des Körperkreislaufs (respiration double). Diese zweite Athmung steigert in hohem Grade diejenigen Eigenschaften, welche das Blut bei der ersten Athmung, der Lungenathmung, annimmt. Die Membran der Luftsäcke selbst ist (nach Cuvier) arm an Kapillaren.

In seinen Vorlesungen über die Mechanik der Athmung vergleicht Cuvier den Vogelthorax mit einem Blasbalg, den Antagonismus zwischen vorderen und hinteren Säcken erwähnt er nicht.

Die Ansicht Cuvier's, dass die Eingeweide im Inneren der Luftsäcke gelegen seien, wurde 1825 von Colas (13) widerlegt.

Nach Milne Edwards (37) unterliegt das Blut bei den Vögeln der Einwirkung der Respirationsluft nicht bloß in den Lungen, wie bei Reptilien und Säugern, sondern auch an einer Menge anderer Stellen. Unabhängig von der Lungenathmung geht hier eine ziemlich ausgedehnte »Körperathmung« (respiration profonde) vor sich. Hierzu bemerkt aber Milne Edwards, dass sich

Cuvier eine etwas übertriebene Vorstellung von der Wichtigkeit dieser zweiten Athmung gemacht habe, wenn er annehme, dass sich die Luft in alle Theile des Körpers verbreite. Dies sei thatsächlich nicht der Fall; allein nichtsdestoweniger sei eine Definition, wie sie Cuvier von der Klasse der Vögel gebe, indem er sie »Wirbelthiere mit doppelter Cirkulation und Respiration« nennt, durchaus zutreffend.

Meckel (34) sieht einen Hauptunterschied zwischen den Respirationsorganen der Vögel und denjenigen der meisten anderen Thiere in der unmittelbaren Kommunikation, in welche durch sie die Luft mit den übrigen Organen gebracht wird. Durch diese Einrichtung zeigen die Vögel eine große Ähnlichkeit mit den Insekten.

Auf diese Analogie weist auch Pagenstecher (45) hin. Ihm erscheint es unzweifelhaft, dass durch die Vermittelung der Luftsäcke Kohlensäure und Wasserdampf aus den peripheren Theilen abgeführt und denselben Sauerstoff zugeführt werden könne, und zwar in direktem Gasverkehr, in einer Weise, bei welcher das Blut sich mit ihnen nicht zu belasten, das Herz sich um ihretwillen nicht anzustrengen brauche.

Nach Magnus (31) haben die Luftsäcke nicht nur den Zweck, durch Aufnahme von Luft den Vogelkörper zum Flug zu befähigen, sondern sie übernehmen auch einen Theil der Lungenarbeit; es geht in ihnen ein sehr lebhafter Gasaustausch zwischen den Blutgasen und der atmosphärischen Luft vor sich. Es sei somit, meint Magnus, der eigentliche Hauptzweck der Lungen, die mit ihnen in Kommunikation stehenden Luftsäcke zu füllen, während ihre respiratorische Funktion mehr in den Hintergrund trete (!).

Im Gegensatz zu den Ansichten Cuvier's, Owen's, Milne Edwards' und der übrigen, nach diesen citirten Autoren, hat man nun — wie schon früher angedeutet — den Luftsäcken in Anbetracht ihrer Armuth an Blutgefäßen jede direkte Bedeutung für die Bluterfrischung vollkommen abgesprochen und nimmt an, dass der eigentliche Gasaustausch zwischen dem Blute und der Respirationsluft einzig und allein in dem Lungenparenchym stattfinde, während den Luftsäcken die Aufgabe zufalle, die Ventilation des respirirenden Parenchyms zu besorgen. Zugleich wurde auch die von Perrault aufgestellte Theorie bezüglich des Antagonismus wieder aufgenommen und erweitert.

Die Anregung zu diesem Umschwung gab eine im Jahre 1847 veröffentlichte Arbeit Ph. C. Sappey's, Recherches sur l'appareil respiratoire des oiseaux. Nach einer eben so gründlichen, wie übersichtlichen anatomischen Beschreibung der Lungen, Luftsäcke und Zwerchfelle, bei der auch zum ersten Male eine einfache und sachgemäße Nomenklatur zur Anwendung kommt, und dadurch einem in der älteren Litteratur sich recht unangenehm fühlbar machenden Mangel abgeholfen wird, geht der Verfasser auf die physiologische Bedeutung dieser Organe näher ein. Er sucht zunächst die Ansicht zu widerlegen, dass die Luftsäcke der Hämatose dienen könnten und beschäftigt sich dann eingehend mit dem Mechanismus der Athmung, insbesondere aber mit dem Antagonismus zwischen den verschiedenen Luftsackgruppen, den er weiter ausbaut. Seine Untersuchungen erstrecken sich ausschließlich auf die Hausente. Dabei begeht Sappey den schon von Strasser und Roché gerügten Fehler, dass er aus physiologischen Beobachtungen, die er an der Hausente macht, Schlüsse zieht auf die Athmung der Vögel überhaupt und selbst auf die Athmung während des Flugs, sowie auf den Einfluss, den die Luftsäcke auf den Vogelgesang ausüben. Gerade in seinen physiologischen Erörterungen lässt Sappey

die verschiedene Lebensweise der einzelnen Ordnungen und die daraus entspringenden anatomischen Unterschiede völlig unberücksichtigt; was für den Strauß und Kasuar gilt, das hat eben so für den Adler Geltung (vgl. 50, p. 4), ein Irrthum, in den SAPPEY nicht hätte verfallen können, wenn er nur einmal den Thorax eines Straußes mit dem eines Adlers verglichen hätte.

Ganz den gleichen Fehler begeht später CAMPANA (11), dem das Huhn bei seinen anatomischen und physiologischen Untersuchungen als Repräsentant für die ganze Klasse der Vögel dienen muss.

Durch diese Aussetzungen kann aber das Verdienst SAPPEY's, dieses Thema zum ersten Male einer sorgfältigen, systematischen Bearbeitung unterzogen zu haben, nicht geschmälert werden. Seine sonst mustergültige Arbeit ist für die Folge grundlegend geworden; die von ihm aufgestellten Grundsätze sind fast in alle größeren Werke über vergleichende Anatomie und Physiologie (PAUL BERT, COLIN, zum Theil auch MILNE EDWARDS etc.) übergegangen und maßgebend geblieben bis heute. Ich werde aus den eben besagten Gründen im Laufe meiner Abhandlung immer wieder zurückgreifen müssen auf die SAPPEY-schen Untersuchungen, wesshalb ich es unterlasse, hier näher auf dieselben einzugehen.

Eine 1875 erschienene Arbeit CAMPANA's (11) behandelt die Physiologie der Athmung der Vögel. Dieselbe war mir leider nicht zugänglich, bietet aber, so viel ich aus den verschiedensten Notizen ersehe, wenig Neues. ROCHÉ sagt darüber: »Ce mémoire de CAMPANA ne laisse cependant pas de présenter une grande obscurité d'exposition.« Außer der Bedeutung für die Ventilation der Lungen schreibt CAMPANA den Luftsäcken und pneumatischen Höhlen eine solche für die Wasserdampfabgabe und Wärmeregulation zu, stellt aber deren Einfluss auf die Erleichterung des Fluges durch Verminderung des Körpergewichtes sowie auf die Mechanik der Flugbewegung selbst sehr in Frage.

STRASSER (54) fügt den von SAPPEY und CAMPANA bezüglich der Bedeutung des pneumatischen Apparates aufgestellten Gesichtspunkten eine Reihe weiterer Momente hinzu. Danach könnten die Ausstülpungen der Luftsäcke so weit sie an die Peripherie über das Schulter- und Hüftgelenk hinaus zu liegen kommen, sowie auch die Lufthöhlen der Knochen eine Bedeutung für die Lungenventilation überhaupt nicht und eine solche für die Wärmeregulation und Wasserdampfausscheidung nur in sehr beschränktem Maße haben, weil, wie STRASSER annimmt, eine regelmäßige Durchlüftung dieser Räume nur ganz ausnahmsweise stattfindet. Der Nutzeffekt dieser peripheren Luftsackausstülpungen besteht in einer Steigerung der Leistungsfähigkeit der Muskulatur in Folge des durch sie ersetzten intermuskulären Zellgewebes und Fettes: »es geht weniger Kraft in innerer Arbeit (Reibung) verloren«, weil die Luft als Ausfüllungsmasse leichter verschiebbar ist. »Ein zweiter Gewinn an Muskelkraft wird ferner erzielt durch eine Verschiebung der Muskeleinheiten nach der Seite der günstigeren Wirkung hin«, wie dies am besten in der Schultergegend nachzuweisen sei, wo sich zwischen das Gelenk und die Brustmuskulatur eine Luftsackfortsetzung eingeschoben hat. Der Nutzen der Knochenpneumaticität besteht nach STRASSER in der Verminderung des absoluten Gewichts und speciell der Eigenschwere des Flügels, sowie in einer Ersparnis an Material. Hierbei macht er aber darauf aufmerksam, dass die Pneumaticität kein unbedingtes Erfordernis für die Flugbewegung sei, indem kleine, ausgezeichnete Flieger, wie Sterna und die Möven, nur wenige lufthohle Knochen hätten.

Auf die physiologischen Betrachtungen, die ROCHÉ (49) im Anschluss an

seine, früher wiederholt erwähnten anatomischen Untersuchungen anstellt, werde ich später zurückkommen.

Endlich sind über die Funktion der Luftsäcke die absonderlichsten Meinungen geäußert worden. So vergleicht, um einige Beispiele anzuführen, BRASSE den Vogelkörper geradezu mit einem Luftballon, während nach LUCAS FRED die Luftsäcke an Hals und Brust den tauchenden Vögeln als Puffer dienen.

1. Mechanik der Athmung.

Die Ventilation des Respirationsapparates geschieht bei den Vögeln eben so wie bei den Säugethieren durch periodisch wiederkehrende Erweiterung und Verengerung des Brustkorbes.

a. Anatomische Einrichtung des Brustkorbes.

Der Thorax der Vögel ist im Allgemeinen in allen Dimensionen mächtig entwickelt; er umfasst nicht nur die eigentliche Brusthöhle, sondern auch den weitaus größten Theil des Bauchraumes; die letzten falschen Rippen verwachsen mit der Ventralfläche des Hüftbeins, ja erreichen in einzelnen Fällen das Niveau des hinteren Schambeinendes, während das caudale Ende des breiten, schildförmigen Brustbeins das Niveau des Hüftgelenkes häufig überragt.

Die echten Rippen setzen sich aus zwei ungleich großen, vollständig knöchernen Theilstücken zusammen; dieselben sind durch ein Kapselband unter einem etwa rechten Winkel gelenkig mit einander verbunden, dessen Öffnung nach vorn gerichtet ist. Die dorsalen Stücke heißen Vertebral- oder Spinalrippen. Sie sind ziemlich breit und tragen in der Mitte oder dem unteren Drittel ihres Hinterrandes je einen schief nach hinten und oben gerichteten und sich dachziegelartig über die nächstfolgende Rippe hinweglagernden Knochenfortsatz, die sog. Processus uncinati. Jede Spinalrippe artikulirt mittels zweier Gelenkfortsätze, dem Capitulum und Tuberculum, mit dem Körper und dem Querfortsatze eines Wirbels.

Die ventralen Theilstücke oder Sternalrippen sind stabförmig und viel kürzer als die vorigen; ihr distales, verdicktes Ende trägt zwei Gelenkhöckerchen, mittels derer sie je mit zwei auf den Seitenrändern des Sternums angebrachten Gelenkgrübchen in reinen Wechselgelenken verbunden sind.

Die falschen Rippen bestehen entweder in kurzen Dorsalstücken ohne Processus uncinati oder in bloßen Sternalstücken, welche sich an diejenigen der nächst vorderen echten Rippen anlegen. Ihre Zahl ist nur gering.

Am Vorderrande des Sternums befindet sich jederseits eine

ziemlich tiefe, etwas schief nach außen abfallende Rinne, in die das distale Ende des Coracoids keilförmig eingelassen ist. Durch die Verbindung beider entsteht ein wenig bewegliches Charniergelenk. Das Coracoid artikulirt andererseits mit der gut fixirten Scapula und dem vielbewegten Humerus.

Die letzterwähnten Stücke gehören selbstverständlich nicht zum Thorax, müssen aber mit erwähnt werden, weil das Coracoid und die damit verbundene Clavicula an den Athembewegungen sich betheiligen.

Was nun die Beweglichkeit der Brustwände betrifft, so gehen die Ansichten hierüber sehr aus einander:

Einzelne halten dieselben für geradezu unbeweglich; die Meisten, darunter SIBSON (53) und PAGENSTECHER (45), halten ausschließlich ein Senken und Heben des Brustbeins, also eine Volumveränderung in der Richtung des dorsoventralen Durchmessers, Andere, wie MAGNUS, SAPPEY und CAMPANA, ein Heben und Senken der Rippen, also eine solche in der Richtung des Transversaldurchmessers für möglich, während endlich nach CUVIER, MILNE EDWARDS, PAUL BERT und Anderen sowohl das Sternum als die Rippen einer Verschiebung fähig sind.

Diese auffälligen Meinungsverschiedenheiten machten eine genaue Untersuchung des Brustkorbes nothwendig.

Wie aus dem Vorstehenden ersichtlich ist, sind die beiden Komponenten einer Rippe unter sich und die Rippen als Ganzes mit der Wirbelsäule und dem Sternum beweglich verbunden; das Sternum gelenkt wiederum mit dem ebenfalls verschiebbaren Coracoid.

Wirken nun die inspiratorischen Muskeln auf die beiden Rippenstücke ein, so müssen die letzteren nach vorn gezogen und der von ihnen hergestellte Winkel geöffnet werden, wodurch das Brustbein gesenkt und gleichzeitig nasalwärts bewegt werden muss. Dabei muss aber auch, und das hat man bisher vollkommen übersehen, das Coracoid eine Pendelbewegung nasalwärts ausführen, um eine Achse, die quer durch dessen Verbindung mit der Scapula hindurchginge.

Die anatomischen Einrichtungen ermöglichen somit eine Vergrößerung des Brustkorbes in dorsoventraler Richtung (Senken des Brustbeins).

Allein die Gelenke, in denen die Spinalrippen mit der Wirbelsäule und den Sternalrippen verbunden sind, gestatten noch eine zweite Bewegung, nämlich eine Drehung von hinten und innen

(caudo-medial) nach außen und vorn (naso-lateral) um eine vertikale Achse, die dorsal durch den Rippenhals, ventral — wenn man eine federnde Bewegung des Sternalrippenstückes unberücksichtigt lässt — durch das Vertebral-Sternalrippengelenk hindurchziehen würde. Diese Lageveränderung, die ich »Heben der Rippe« nennen will, führt zu einer Vergrößerung des Brustraums in transversaler Richtung.

Während nun vermöge ihrer anatomischen Einrichtungen an einer Vergrößerung des vertikalen Brustdurchmessers (Senken des Brustbeins) sämmtliche Thoraxsegmente sich betheiligen können, wäre es falsch, das Gleiche auch für die Vergrößerung in der Richtung des transversalen Durchmessers (Heben der Rippen) behaupten zu wollen.

Die Beweglichkeit der Einzelrippen in diesem Sinne ist abhängig weniger von der Entfernung des Rippenköpfchens vom Rippenhöcker (wie bei den Säugethieren) als vielmehr von der Neigung des dorsalen Endstückes der Rippe zur Wirbelsäule, d. h. dem Winkel, den eine durch Höcker und Köpfchen gelegte gemeinsame Achse mit der Medianebene des betreffenden Wirbels bildet.

Sobald dieser Winkel einen Rechten beträgt, also Capitulum und Tuberculum in eine Frontalebene zu liegen kommen, ist jede Hebebewegung der Rippe unmöglich, je spitzer derselbe aber wird (der Scheitel nach vorn) desto ausgiebiger kann diese Bewegung ausgeführt werden. Prüft man nun das Thoraxskelett auf diese Einrichtungen, so ergeben sich einmal für die verschiedenen Rippenpaare eines Vogels, dann aber für die analogen Rippenpaare der verschiedenen Arten der Vogelreihe bedeutende Unterschiede. Nimmt man das Skelett eines guten Fliegers, wie eines Tagraubvogels oder einer Taube, so wird man finden, dass fraglicher Winkel in der vorderen und mittleren Thoraxregion so ziemlich einen Rechten beträgt, dass er aber im Bereich der zwei bis drei letzten Rippen allmählich abnimmt. Vergleicht man damit das Skelett eines schlechten Fliegers, z. B. eines Haushuhns, so macht sich die Abnahme dieses Winkels viel weiter vorn, d. h. schon im Bereich der vorderen Region, geltend, während endlich bei den Ratiten sämmtliche Rippen unter spitzem Winkel eingepflanzt sind.

In annähernd dem gleichen Maße wie diese Schiefstellung der Rippen zunimmt, vergrößern sich die von den Spinal- und Sternalrippen gebildeten Winkel, wodurch natürlich auch das Sternum, dessen Innenfläche bei guten Fliegern fast horizontal (parallel mit der

Wirbelsäule) gelegen ist, eine bleibende Verschiebung nach vorn und unten erfährt; hierbei verliert es gewöhnlich zugleich auch an Länge und Breite, während die Bauchdecken an Flächenausdehnung zunehmen.

Bei den Ratiten sind die letzterwähnten Winkel vollkommen gestreckt, die Sternalrippen bilden die direkte Verlängerung der Spinalrippen (Gelenke bestehen zwischen beiden nicht mehr) und das verhältnismäßig kleine Sternum ist von der Ventralfläche des Brustkorbes nach dessen Vorderfläche gerückt, es hat sich vollkommen senkrecht zur Wirbelsäule gestellt.

Hier ist eine Vergrößerung des Brustraumes in longitudinaler Richtung nicht mehr möglich, weil eine Streckung des von beiden Rippenstücken gebildeten Winkels nicht mehr erfolgen kann. Bei den Ratiten ist dann auch das Zwerchfell so ausgesprochen muskulös, dass es ganz wohl als respiratorischer Muskel in Betracht kommen kann und muss.

Somit wäre die Beweglichkeit der Rippen in der Richtung des transversalen Brustdurchmessers verschieden, einmal in den verschiedenen Thoraxregionen einer und derselben Art, dann aber ganz besonders bei den verschiedenen Arten je nach ihrer Flugtüchtigkeit. Sie ist allgemein bei Arten, die gar nicht oder nur wenig fliegen, dagegen bei guten Fliegern auf die zwei bis drei letzten Rippenpaare beschränkt.

Die minimale Beweglichkeit der Rippen in transversaler Richtung bietet bei den guten Fliegern der für die lokomotorische Bewegung fast ausschließlich in Betracht kommenden vorderen Extremität eine sichere, feste Basis.

Inspiratorische Muskeln sind: Für die Spinalrippen die Scaleni, die Levatores costarum und die Intercostales externi; für die Sternalrippen die Musculi sterno-costales und die Intercostales der Sternalrippen. Die Drehbewegung der Rippen, wird außer durch die Levatores costarum wahrscheinlich auch durch den Serratus superficialis hervorgerufen.

Exspiratorische Muskeln sind der Obliquus externus, Rectus und Transversalis abdominis, sowie die Intercostales interni.

Die Betheiligung der Bauchmuskeln an der Athmung wurde vielfach bezweifelt. Von anderer Seite wurden dieselben sogar für inspiratorische Muskeln gehalten. Man sah nämlich, dass die Bauchdecken bei der Inspiration eingezogen werden und glaubte dieses Einsenken auf eine Kontraktion der Bauchmuskeln zurückführen

zu müssen, durch welche die Luft aus den abdominalen Luftsäcken in die Lungen getrieben werde. Wie irrig diese Ansicht ist, werde ich später beweisen.

Der Obliquus externus hebt, indem er die Spinalrippen caudalwärts zieht und so den Winkel zwischen Spinal- und Sternalrippen verkleinert, das Sternum gegen die Wirbelsäule, vermindert somit den Brustraum und durch seine Kontraktion auch den Bauchraum.

Der Rectus zieht Sternum und die Sternalrippen caudo-dorsalwärts und der Transversus dorsalwärts.

An der Mitwirkung der Bauchmuskeln bei der Exspiration ist somit nicht zu zweifeln, sie ist auch bei dem bedeutenden Gewicht der zu hebenden Theile, des Sternums und der Pektoralmuskeln, durchaus nothwendig.

Die Pektoralmuskeln selbst betheiligen sich an der Athmung nicht.

b. Physiologische Untersuchungen.

Als Versuchsthiere dienten gewöhnlich Tauben und Krähen; dieselben wurden, sofern es der Versuch gestattete, mit dem Rücken nach unten an Flügeln und Beinen auf ein Brett befestigt und wenn nöthig tief narkotisirt.

Zu den graphischen Darstellungen wurde das Albrecht'sche Kymographion verwendet.

Zur Abnahme der Athembewegungen der Rumpfwände diente die Marey'sche Aufnahmetrommel, deren ca. 6 cm langer Fühlhebel

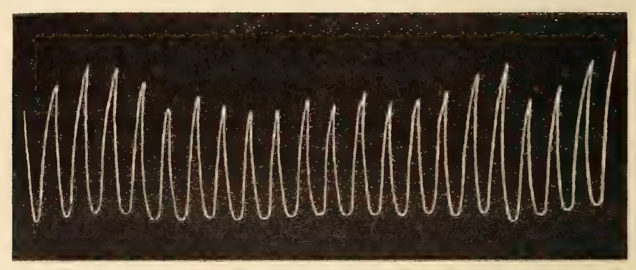


Fig. I (Kurve 1).

auf die zu untersuchenden Stellen immer möglichst gleich fest und dabei so aufgesetzt wurde, dass er senkrecht auf die Membran der Trommel einwirken musste.

Kurve 1 bringt die Bewegungen der Athemluft in der Luftröhre zur Anschauung. In die Trachea einer Taube wird im oberen Dritt-

theil des Halses ein genügend großer Längsschnitt eingeschnitten, eine passende Trachealkanüle eingebunden und diese mittels Kautschukröhren unter Einschaltung einer großen Flasche mit dem Registrirapparat verbunden. Der aufsteigende Schenkel der Kurve entspricht somit der Exspiration, der absteigende der Inspiration. Die Zeitdauer der letzteren ist etwas länger als die der ersteren (Verhältnis etwa 12 : 13). Der Ausathmung schließt sich die Einathmung unmittelbar an. Dagegen scheint zwischen der Einathmung und der folgenden Ausathmung eine kleine Pause zu bestehen. Doch stimmen im letzten Punkte die Ergebnisse nicht immer mit einander überein. Sekundäre Druckschwankungen machen sich während keiner der beiden Athemphasen bemerkbar.

Kurve 2: Um jede Beeinflussung der Athmung durch die Trachealkanüle zu vermeiden, wurde die Verbindung mit der als Luftreservoir dienenden Flasche durch eine weite Glasröhre hergestellt, in deren eines, trichterförmig erweitertes und mit Kautschuk gefüttertes Ende der Schnabel des Vogels bis über die Nasenlöcher

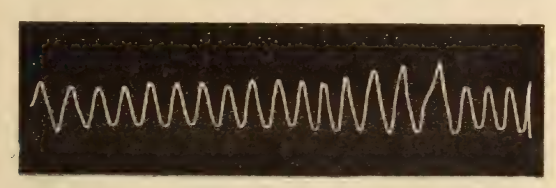


Fig. II (Kurve 2).

eingeführt wurde. Bedeutende Unterschiede machen sich zwischen dieser und der vorigen Kurve nicht geltend, nur dass die Athmung weniger tief ausgeführt wurde, wodurch die einzelnen Phasen der Athmung weniger deutlich zum Ausdruck kommen.

Die Kurven 3 bis 3g geben die respiratorischen Bewegungen der verschiedenen Theile der Rumpfwand wieder und zwar:

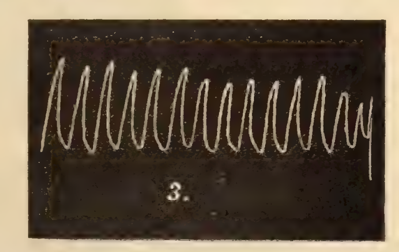


Fig. III (Kurve 3).

Kurve 3: Der besonders verlängerte Stab der mit der Registrireinrichtung verbundenen Aufnahmetrommel wird von vorn und oben senkrecht zur Bewegungsrichtung auf den vordersten Theil der Crista sterni aufgesetzt.

Kurve 3a. Eben so auf die Mitte des Sternums aufgesetzt unter einem Winkel von etwa 80°.

Kurve 3*b*. Eben so auf das caudale Ende der Crista aufgesetzt unter einem Winkel von ca. 80°.

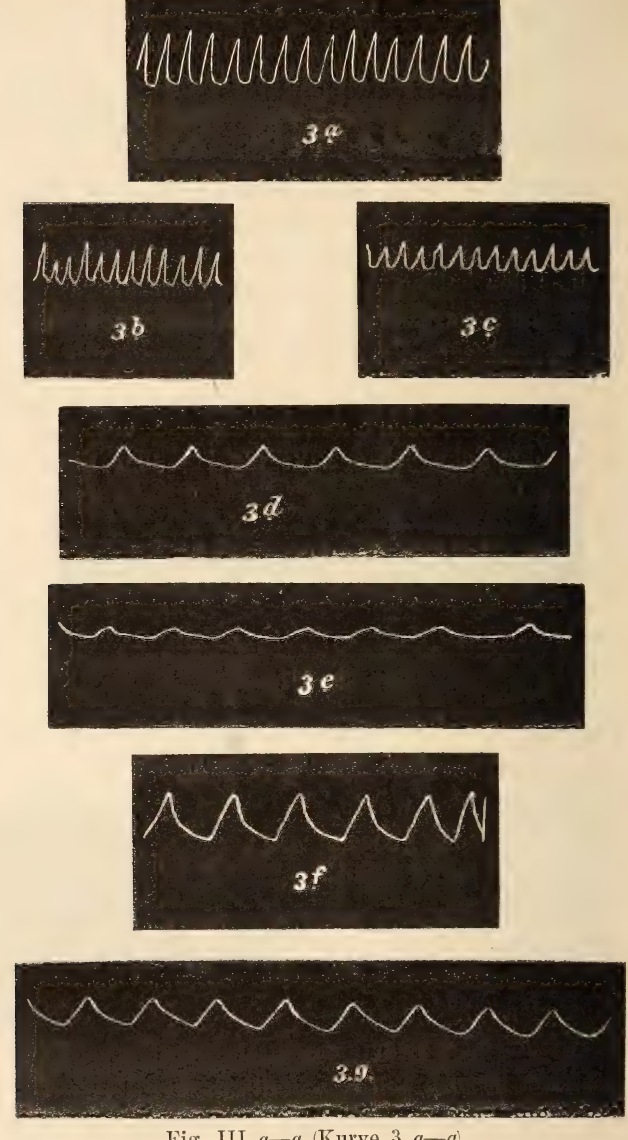


Fig. III *a*—*g* (Kurve 3 *a*—*g*).

Die Evolutionsweiten der Kurven 3, 3*a* und 3*b* verhalten sich wie 14 : 9 : 7.

Kurve 3*c*. Der Stab der Aufnahmetrommel sitzt auf der Mitte

des Bauches unter einem Winkel von nicht ganz einem Rechten. In dieser Kurve entspricht der aufsteigende Schenkel der Ausathmung, in allen anderen der Einathmung.

Kurve 3*d*. Der Stab der Aufnahmetrommel ist in horizontaler Richtung auf die letzte Sternalrippe etwas unterhalb ihrer Krümmung aufgesetzt.

Kurve 3*e*. Der Stab sitzt in der gleichen Höhe im vorletzen Zwischenrippenraum, berührt aber die beiden Rippen. Die Höhen der Kurven 3*d* und 3*e* verhalten sich wie 2 : 5.

Im Bereich der übrigen echten Rippen ist eine Bewegung in transversaler Richtung nicht nachzuweisen.

Kurve 3*f*. Der Stab der Aufnahmetrommel ist senkrecht auf die Mitte des Vorderrandes der Clavicula und

Kurve 3*g* eben so nahe dem Sternum aufgesetzt.

Zur Feststellung der Richtung, in welcher sich das Sternum bewegt, wird je eine feine Insektennadel in das nasale und caudale Ende sowie in die Mitte der Crista sterni senkrecht eingestochen. Mit dem Kopfe einer jeden Nadel ist ein kurzes Stückchen Pferdeschweifhaar unter rechtem Winkel so verbunden, dass es die Verschiebungen der betreffenden Punkte auf eine parallel mit der Medianlinie des Versuchsthieres aufgestellte, berußte Glasplatte einritzt.

Die so erhaltenen Linien giebt beistehende Figur in genauer Kopie wieder.

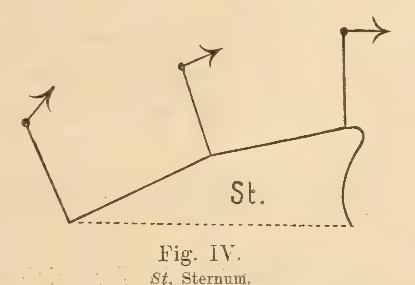


Fig. IV.
St, Sternum.

Man ersieht daraus, dass bei der Einathmung der vorderste Theil des Brustbeins fast ausschließlich nasalwärts gleitet, die Mitte desselben sich nasal- und gleichzeitig ventralwärts bewegt, und dass dessen caudales Ende neben einer Vorwärtsbewegung die stärkste Verschiebung ventralwärts erfährt.

Die Ergebnisse meiner anatomischen und physiologischen Untersuchungen über die Athembewegungen der Rumpfwände der Vögel lassen sich nunmehr in folgenden Sätzen zusammenfassen:

Die inspiratorische Vergrößerung des Brustkorbes erfolgt in zwei Richtungen:

1) in der Richtung des dorsoventralen und
2) in der Richtung des transversalen Durchmessers.

Die Volumzunahme der Brusthöhle in dorsoventraler Richtung ist die ausgiebigere. Sie geschieht zunächst durch Öffnung des zwischen Spinal- und Sternalrippen vorhandenen Winkels und eine dadurch bedingte rein passive Verschiebung des Sternums nach unten (ventral) und vorwärts (nasal).

So weit ließe sich diese Einrichtung am besten mit dem Mechanismus einer Kniepresse vergleichen.

Die Vorwärtsbewegung des Sternums kommt mehr in dessen vorderen Abschnitt, die Senkung desselben mehr in dessen hinterer Partie zur Geltung, wobei jedoch der vorderste Theil die größte Exkursion ausführt (vgl. Abbildung V).

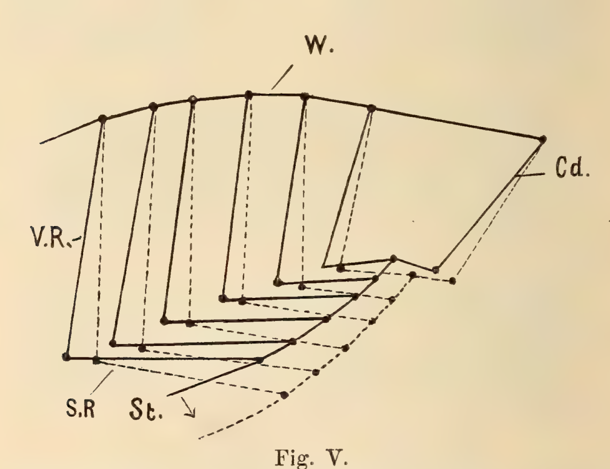


Fig. V.

——— Exspirationsstellung; ----- Inspirationsstellung; *Cd*, Coracoid; *V.R*, Vertebralrippen; *S.R*, Sternalrippen; *St*, Sternum; *W*, Wirbelsäule.

Begleitet ist die Verschiebung des Sternums von einer Pendelbewegung der Clavicula und des Coracoids nach vorn.

Eine Vergrößerung des transversalen Brustdurchmessers erfolgt gewöhnlich bloß in der hinteren Thoraxregion. Sie ist bedingt durch eine Drehbewegung der betreffenden Rippen von hinten und innen (caudomedial) nach vorn und außen.

Die bedeutendste Verschiebung erfährt das letzte Rippenpaar; nach vorn nimmt dieselbe an Ausgiebigkeit allmählich ab.

Mit der inspiratorischen Vergrößerung des Brustumfangs fällt ein Einsinken der Bauchdecke zusammen.

Die Exspiration besteht in einer Rückkehr der dislocirten Theile in ihre Ruhelage.

Bei Öffnung des Schnabels nimmt man wahr, dass die Athemöffnung des oberen Kehlkopfs während der Einathmung sich mäßig erweitert und bei der Ausathmung sich wieder entsprechend verengt.

α. Die Bewegungen der Lungen und Luftsäcke bei ruhiger Athmung und die Durchlüftung des Athmungsapparates.

Es ist eine jetzt wohl allgemein anerkannte Thatsache, dass die Lungen der Vögel in Folge ihrer Verwachsung mit den Brustwänden und dem pulmonalen Zwerchfell eine Verschiebung an den Brustwänden überhaupt nicht und bei der äußerst rudimentären Beschaffenheit der Zwerchfellmuskulatur eine Volumveränderung in nur ganz beschränktem Maße erfahren können. Es muss daher die erste Aufgabe der Luftsäcke sein, die Ventilation des ungewöhnlich kapillarreichen Lungenparenchyms zu vermitteln: L u n g e n u n d L u f t s ä c k e h a b e n s i c h i n d a s A t h m u n g s g e s c h ä f t g e t h e i l t; d e n e r s t e r e n o b l i e g t d e r c h e m i s c h e T h e i l, d i e H ä m a t o s e, d e n L u f t s ä c k e n d e r m e c h a n i s c h e T h e i l, d e r W e c h s e l d e r z u r R e s p i r a t i o n d i e n e n d e n L u f t.

Welche Rolle spielen nun die verschiedenen Gruppen der Luftsäcke bei der Durchlüftung des respirirenden Parenchyms?

Die PERRAULT'sche Theorie, die einen Antagonismus zwischen den Luftsäcken der Brust und jenen des Bauches annimmt, wurde von SAPPEY wieder aufgegriffen, erweitert und überhaupt in jene Form gebracht, in der sie bis heute maßgebend geblieben ist. Danach käme die Ventilation der Lungen fast ausschließlich den mittleren oder intrathorakalen (vorderen und hinteren diaphragmatischen) Luftsäcken zu, weil diese allein »unter der Einwirkung der festen Brustwände und des abdominalen Zwerchfells in der Athemarbeit direkt und vollkommen mit den Lungen gingen«, während die vorderen (cervicalen und interclaviculären) und hinteren (abdominalen) Säcke bei ihrer extrathorakalen Lage an dem Durchlüftungsgeschäft sich direkt nicht betheiligen könnten.

Die Bewegungen der Luftsäcke würden sich somit folgendermaßen gestalten: Bei der inspiratorischen Vergrößerung des Brustkorbes erweitern sich nur die intrathorakalen oder auch aspiratorischen Säcke, wogegen ihre Antagonisten, die extrathorakalen Säcke, weil sie von dem Druck der Außenluft bloß durch nachgiebige Wände geschieden seien, sich verengern. Die Luft gelangt daher in die erweiterten intrathorakalen Säcke nicht bloß durch die Trachea von außen herein, sondern auch durch die peripheren Bronchien aus

den extrathorakalen Säcken. Bei der Exspiration werden die intrathorakalen Säcke komprimirt und treiben nun die Luft zum Theil durch die Trachea nach außen, zum Theil wieder zurück in die extrathorakalen Säcke, welch letztere sich in Folge dessen (exspiratorisch) erweitern. Dabei vollzöge sich der Gasaustauch (nach SAPPEY) zwischen Athemluft und Blut bloß während der Inspiration, »weil bei der Exspiration kein respiratorisches Geräusch vernommen würde«.

Das inspiratorische Zusammenfallen der extrathorakalen Säcke führt genannter Autor darauf zurück, dass deren Inhalt von Seiten der intrathorakalen Säcke aspirirt würde, während nach CAMPANA die Luft durch besondere Muskelkräfte aus den extrathorakalen Säcken in die intrathorakalen gedrängt wird. Im Übrigen unterscheidet sich die CAMPANA'sche Athemtheorie von derjenigen SAPPEY's nicht.

So sehr diese Theorie nun auch einleuchten möge und wenn dieselbe auch in dem inspiratorischen Einsinken der Bauchdecken, sowie in der Bewegung der Luftsäcke, wie man sie bei der Vivisektion beobachtet, ihre unmittelbare Bestätigung zu finden scheint, so lassen sich doch eine Reihe recht schwerwiegender Einwände gegen dieselbe erheben.

Vor Allem ist — und darauf macht auch ROCHÉ aufmerksam — eine Trennung zwischen intra- und extrathorakalen Säcken in physiologischer Hinsicht absolut undurchführbar. Denn auf der einen Seite reichen bei den allermeisten Vögeln die hinteren diaphragmatischen Säcke bis in die Beckenhöhle, so dass die weitaus größere Partie in den abdominalen Raum zu liegen kommt, auf der anderen Seite nimmt der interclaviculare Sack gerade denjenigen Theil der Brusthöhle ein, der bei der Inspiration die ausgiebigste Erweiterung erfahren muss; dabei ist derselbe allseitig mit dem Brustkorb verwachsen und daher gezwungen, den Bewegungen der Brustwände unmittelbar Folge zu leisten. Eben so liegt der Anfangstheil des abdominalen Sackes im Bereich der meistbewegten Rippen und des Brustbeines.

Nun sind allerdings die intrathorakalen Säcke von den abdominalen durch das sog. abdominale Zwerchfell getrennt, und es wirft sich daher die Frage auf, welche Bedeutung dieses letztere für den Athemmechanismus haben könne, vor Allem, ob dasselbe als kontraktiles Septum zwischen Brust- und Bauchhöhle, also als Zwerchfell in dem Sinne wie bei den Säugethieren betrachtet werden dürfe oder nicht. Diese Frage muss nun entschieden verneint werden.

Denn nicht nur, dass quergestreifte Muskelfasern, wie sie SAPPEY gefunden zu haben glaubt, in dieser zarten Membran gänzlich fehlen, ist dieselbe auch noch so lose zwischen Wirbelsäule und Brustbein bez. Rippen eingefügt, dass sie selbst bei tiefster Inspiration nicht völlig gespannt ist, sich vielmehr gegen die Medianebene des Körpers hin vorwölbt. Man kann sich von der Richtigkeit dieser Behauptung leicht überzeugen, wenn man die Bauchhöhle eines lebenden Vogels vorsichtig öffnet und die diaphragmatischen Säcke mit dem genannten Septum beobachtet. Das abdominale Zwerchfell der Vögel kann daher bei der Athmung keine aktive Rolle spielen; es ist in seiner Bewegung durchaus abhängig von der Füllung und Entleerung der diaphragmatischen Säcke, mit deren medialer Wand es verschmolzen ist. Muss aber dem abdominalen Zwerchfell jede aktive Betheiligung an dem Athemmechanismus abgesprochen werden, so darf in physiologischer Beziehung zwischen Brust- und Bauchhöhle überhaupt nicht mehr unterschieden werden und kann für die Folge nur mehr ein gemeinsamer thorakoabdominaler Raum in Betracht kommen, abgesehen natürlich von jenem kleinen dorsonasalen Abschnitt des Brustkorbes, welcher die Lungen beherbergt und durch das pulmonale Zwerchfell begrenzt wird.

Aus dem bisher Gesagten erhellt zugleich, wie irrig es ist, aus den respiratorischen Bewegungen der Bauchwände unmittelbare Schlüsse auf die Füllungszustände der abdominalen Säcke zu ziehen, d. h. also, das Einsinken der Bauchwand während der Inspiration auf ein Zusammenfallen dieser Säcke zurückführen zu wollen. Im Gegentheil! Gerade jener einsinkende Theil der Bauchwand kommt eben in den Bereich der hinteren diaphragmatischen Säcke zu liegen, während hier zwischen abdominale Säcke und Bauchdecke die ganze Masse der Gedärme sich einschiebt. Es dürfte auch kaum gelingen von der Bauchseite her eine Kanüle in die abdominalen Säcke einzuführen, wohingegen dies vom Rücken her viel eher gelingt.

Es wurde ferner darauf hingewiesen, dass die Bauchmuskeln, insbesondere der äußere schiefe, als exspiratorisch wirkende Kräfte betrachtet werden müssen, indem sie das Sternum der Wirbelsäule nähern und die Rippen nach hinten und innen ziehen. Die Kontraktion der Bauchmuskeln ruft aber mit natürlicher Nothwendigkeit eine Verkleinerung der Bauchhöhle, eine Kompression der Contenta derselben und somit auch der hier untergebrachten Luftsäcke hervor. Schon aus diesem Grunde ist eine exspiratorische Erweiterung der abdominalen Säcke undenkbar.

Auch haben die Messungen CAMPANA's, BIELETZKY's (8) und ROCHÉ's ergeben, dass die sog. extrathorakalen Säcke zusammen zwei- bis dreimal so viel Luft fassen als die diaphragmatischen Säcke. Es könnten daher, wenn der behauptete Antagonismus bestünde, nur relativ geringe Luftquantitäten zwischen beiden Gruppen ausgetauscht, niemals aber ein regelmäßiger Luftwechsel in den vorderen und hinteren Säcken erzielt werden. Und wie müsste sich nun vollends die Durchlüftung des Lungenparenchyms gestalten?

Bei der Einathmung würde ein Quantum atmosphärischer Luft durch die Luftröhre und Lungen in die diaphragmatischen Säcke eingesaugt und müsste beim Passiren der Lungen Sauerstoff abgeben und Kohlensäure aufnehmen. Zugleich mit, zum Theil vor dieser Luft würde — um aus den extrathorakalen in die intrathorakalen Säcke zu gelangen — ein noch größeres Luftquantum die Lungen passiren, und zwar ein Luftgemenge, welches diesen und den umgekehrten Weg schon wiederholt gemacht hat, somit mit Kohlensäure geradezu überschwängert sein müsste; denn wenn sich die extrathorakalen Säcke bei der Ausathmung füllen würden, könnten sie doch bloß Exspirationsluft enthalten und die natürliche Folge dieses Antagonismus wäre die, dass ein gewisses Luftquantum zwischen Lungen und intrathorakalen Säcken einerseits und den extrathorakalen Säcken andererseits ständig hin- und hergeschoben würde, und dass sich der Kohlensäuregehalt dieser Luft mit jedem Athemzuge steigern müsste.

Wenn ich oben gesagt habe, die den extrathorakalen Säcken entstammende Luft müsste theilweise früher und in größerer Menge die Lungen passiren als die atmosphärische Luft, so begründe ich dies damit, dass die erstere einen viel kürzeren Weg zurückzulegen hätte als die letztere, und dass außerdem die Kommunikationsöffnungen zwischen extrathorakalen Säcken und Lungen in ihrer Gesammtheit viel weiter sind als die durch den oberen und unteren Kehlkopf eingeengte Trachea. Dazu erinnere ich daran, dass der in den abdominalen Sack führende Bronchus die direkte Fortsetzung des Hauptbronchus bildet.

Dass es aber die Respirationsvorgänge in keiner Weise fördern könnte, wohl aber hemmen müsste, wenn sich die atmosphärische Luft gleich bei ihrem Eintritt in die Lungen mit einem noch größeren Quantum von mit Kohlensäure und Wasserdampf übersättigter Luft mischen müsste, bedarf wohl keiner weiteren Erörterung.

Endlich müsste auch nach folgender praktischen Erwägung das

Bestehen eines Antagonismus im Sinne SAPPEY's sehr zweifelhaft erscheinen:

Wenn man einen oder mehrere der sog. extrathorakalen Säcke mittels Kanülen oder durch Amputation lufthaltiger Röhrenknochen mit der Außenluft in unmittelbare Kommunikation setzt, so wird dadurch die Athmung nicht unbeträchtlich beeinflusst. Es stellen sich nämlich dieselben Störungen ein wie bei abnormen Verkleinerungen der Lungenoberfläche oder beim Fehlen des Sauerstoffes in der Athemluft, also Vermehrung der Zahl und Tiefe der Athembewegungen. Die unmittelbare Ursache dieser Abweichungen ist darin zu suchen, dass der durch die respiratorischen Bewegungen des Thorax zwischen Luftsack- und Außenluft erzeugte Spannungsunterschied nicht mehr auf dem Wege der Bronchien, sondern direkt durch die künstlichen Öffnungen ausgeglichen wird und in Folge dessen weniger Luft die Lungen passirt. Bestünde aber ein Antagonismus, so müsste durch eine solche Operation gerade das Gegentheil erreicht werden, d. h. die Athmung müsste langsamer und oberflächlicher vor sich gehen, denn in diesem Falle würde bei der Einathmung mehr und dazu frische Luft aspirirt werden und der Abfluss der Exspirationsluft könnte nach dieser Seite hin viel ungehinderter erfolgen.

Nun hat SAPPEY folgende Versuche angestellt: Er führte den einen Schenkel eines Quecksilbermanometers in den interclavicularen Sack ein und stellte fest, dass, so lange der Thorax sich erweitert, die Quecksilbersäule dem Körper des Thieres sich näherte und bei der Retraktion des Brustkorbes nach der entgegengesetzten Richtung sich bewegte. Führte er hingegen das Manometer in einen der intrathorakalen Säcke ein, so zeigte es nur kaum sichtbare Schwankungen.

Mit diesen Versuchen glaubt nun SAPPEY den Beweis für das antagonistische Verhalten der extrathorakalen Säcke erbracht zu haben, indem er daraus den Schluss zieht, dass während der Einathmung sich die Lungen und diaphragmatischen Säcke erweitern und die Luft aus den vorderen und hinteren Luftsäcken aspiriren, wobei die letzteren »unter dem Einfluss dieser doppelten Aspiration sich entleeren und zusammensinken« und umgekehrt bei der Ausathmung.

Die Erscheinung, dass in den mittleren Luftsäcken das Manometer nur ganz minimale Schwankungen aufwies, erklärt SAPPEY so, dass die durch die Dilatation des Brustkorbes in den intrathorakalen Säcken bedingte Luftverdünnung sofort »durch die durch die Trachea hereinstürzende Luft ausgeglichen werde«, vergisst dabei aber voll-

ständig, dass auch die extrathorakalen Säcke mit der Trachea direkt in Verbindung stehen.

Einen ähnlichen Versuch wie Sappey hat Paul Bert angestellt: Er verband die Lufthöhle des Oberarms mit dem Polygraphen und stellte fest, dass in der erhaltenen Kurve der abfallende Schenkel, erzeugt durch die Luftverdünnung in der Knochenhöhle, der Einathmung, und der aufsteigende Schenkel der Ausathmung entspreche; darin erblickte er denn eine Bestätigung der Sappey'schen Schlüsse.

Ich habe zunächst die Versuche Sappey's dahin erweitert, dass ich, was doch das Nächstliegende sein musste, je ein Manometer in einen extra- und einen intrathorakalen Sack gleichzeitig einführte und zur Füllung des Manometers statt des schwer beweglichen Quecksilbers eine leicht bewegliche Flüssigkeit (blaugefärbten Äther) verwendete.

Und nun fand ich, dass während der verschiedenen Athemphasen in beiden Manometern die Flüssigkeitssäule in einer und derselben Richtung und durchaus synchron sich bewegte, und zwar während der Einathmung nach den Luftsäcken hin und während der Ausathmung von diesen weg, und ferner, dass das mit dem intrathorakalen Sack verbundene Manometer gleichgroße, ja größere Schwankungen aufwies als das andere.

Sodann wurden Versuche mit dem Polygraphen angestellt; als Versuchsthiere dienten Krähen: Es wird eine Glaskanüle in den vorderen diaphragmatischen Sack eingelegt, und dieser eben so wie

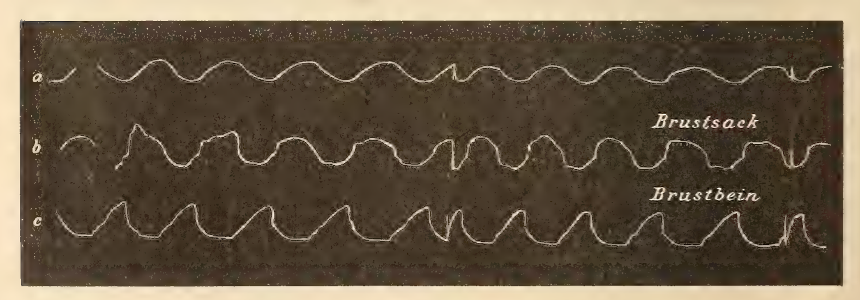


Fig. VI (Kurve 4).

der Hohlraum des Oberarms mittels Kautschukschlauch mit je einer Marey'schen Schreibtrommel verbunden. Gleichzeitig wird die Bewegung des Brustbeins nach dem früheren Verfahren zur Darstellung gebracht. Ich erhalte das

Pneumatogramm 4. Die Kurve *a* entspricht dem Humerus

(clavicularer Sack), die Kurve *b* dem vorderen diaphragmatischen Sack, die Kurve *c* dem Brustbein.

Pneumatogramm 4*a*. Der intraclaviculare Sack (Kurve *a*), der vordere diaphragmatische Sack (Kurve *b*) und der abdominale Sack (Kurve *c*) sind, die beiden letzteren mittels eingeführter Glaskanülen, gleichzeitig mit je einer Registrirtrommel verbunden (vgl. auch Kurve 12).

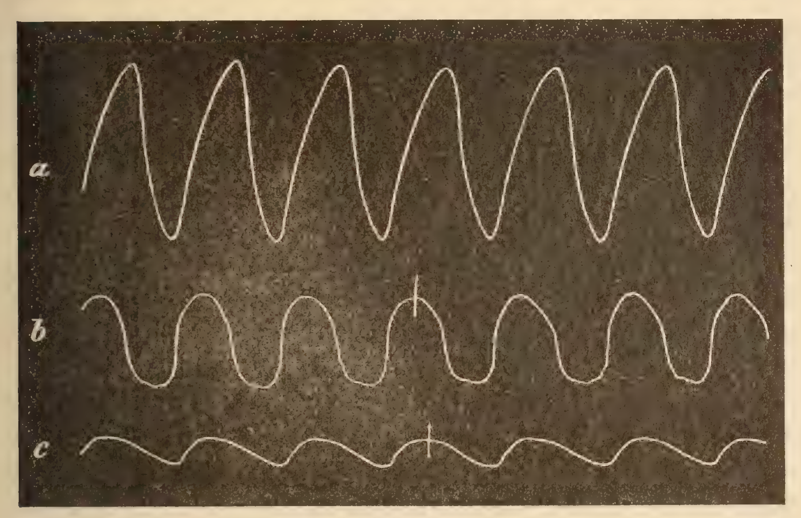


Fig. VI *a* (Kurve 4 *a*).

Das Einführen der Kanülen in die Luftsäcke, besonders in den abdominalen, ist mit einigen Schwierigkeiten verknüpft. Da hierbei die Bauchhöhle nicht geöffnet werden soll, so verfuhr ich dabei so, dass ich an einer Stelle, wo diese Säcke der Rumpfwand anliegen, mittels Trephine eine Öffnung anbrachte und in diese eine gut passende Kanüle einführte. Für den abdominalen Sack erwies sich hierzu die Lendengegend am geeignetsten, so dass die Kanüle durch die Nieren hindurch verlief. Starke Blutungen störten die Versuche häufig. Die richtige Lage der Kanülen wurde durch Einblasen von Luft und nach den Versuchen durch die Sektion festgestellt. Es sei noch erwähnt, dass, wenn die abdominalen Säcke geöffnet blieben, in den übrigen Luftsäcken kaum eine Schwankung nachgewiesen werden konnte.

Beide Pneumatogramme ergänzen sich gegenseitig. Wie aus denselben (Markirpunkte!) und eben so aus den Manometerversuchen ersichtlich ist, fällt, so lange sich der Thorax erweitert, der Druck der Athemluft in sämmtlichen Säcken gleichmäßig und synchron und steigt eben so, so lange sich der Brustkorb verengt.

Weitere Schlüsse können aus diesen Versuchen zunächst nicht gezogen werden, eben so wenig aus denjenigen Sappey's, und es fragt sich nun, ob der abfallende Schenkel der Kurve (Fallen des Druckes) der Füllung oder Entleerung (zu einer vollkommenen Entleerung kann es selbstverständlich niemals kommen) der Säcke entspricht. Die Beantwortung dieser Frage ist für den intraclaviculären Sack, wie auch für den vorderen diaphragmatischen Sack, welche in fast ihrem ganzen Umfang mit den Wänden des Brustkorbes verwachsen sind und sich daher mit diesem erweitern und verengern müssen, ziemlich einfach. Sie befinden sich unter ganz ähnlichen Bedingungen wie die Lungen der Säuger: Durch die Erweiterung des Brustkorbes sinkt der Druck der Sackluft unter denjenigen der Außenluft (abfallender Schenkel) und es strömt nun die letztere behufs Ausgleichung dieses Spannungsunterschiedes in die Säcke ein; erhebt sich durch Verengerung des Brustkorbes der Druck der Sackluft über den Atmosphärendruck (aufsteigender Schenkel), so wird die Luft aus den Säcken ausgetrieben. Es kann somit der abfallende Schenkel bloß der Füllung, der ansteigende Schenkel der Kurve bloß der Leerung dieser Luftsäcke entsprechen.

Nicht ganz so einfach gestaltet sich die Erledigung dieser Frage für die hinteren diaphragmatischen und abdominalen Säcke in Anbetracht des inspiratorischen Einsinkens der Bauchwand und weil ein Beweis für meine frühere Behauptung, dass Brust- und Bauchhöhle in physiologischer Hinsicht als ein gemeinschaftliches Cavum betrachtet werden müssen, experimentell noch nicht erbracht ist. Wollte man mit Campana annehmen, dass die abdominalen Säcke während der Einathmung durch Muskelkräfte entleert würden, die von außen auf sie einwirken, so müsste dieser Art der Entleerung der aufsteigende Kurvenschenkel entsprechen. Allein ganz abgesehen davon, dass solche Muskelkräfte gar nicht nachweisbar sind, wird diese Annahme durch die Kurve selbst widerlegt, indem dieselbe zeigt, dass bei der Inspiration der Druck in diesen Säcken nicht steigt, sondern fällt (vgl. auch Manometerversuche).

Hingegen kann die Kurve keinen Aufschluss darüber geben, ob fragliche Säcke während der Einathmung durch Luftaussaugung entleert werden oder aber, ob sie sich durch Lufteinsaugung füllen, denn in beiden Fällen herrscht in ihnen Druckerniedrigung. Da nun aber diese Luftsäcke mit ihren zarten Wänden zum großen Theil lose in dem abdominalen Raum gelegen sind, so kann eine Entleerung derselben durch Luftaussaugung nur dann stattfinden,

wenn der auf ihrer äußeren, der Bauchwand zugewendeten Oberfläche lastende Druck während der Einathmung größer ist als die von den Bronchien her auf ihre Innenfläche einwirkende Spannung der atmosphärischen Luft, d. h. wenn die Bauchhöhle bei der Inspiration sich wirklich verkleinert. Um hierüber Aufschluss zu schaffen, wurde eine Kanüle in die freie Bauchhöhle eingeführt und diese zuerst mit einem Manometer, dann mit dem Polygraphen verbunden, und da zeigte sich — wie ich anders gar nicht erwartet hatte, — dass hier eben so wie in den Luftsäcken bei der Einathmung der Druck sinkt und bei der Ausathmung steigt, dass also, trotz des inspiratorischen Einsinkens der Bauchwand, sich die Bauchhöhle bei der Inspiration vergrößert (vgl. die Doppelkurve 5; die obere Kurve giebt die Bewegung des Brustbeins, die untere die respiratorischen Druckschwankungen in der freien Bauchhöhle wieder).

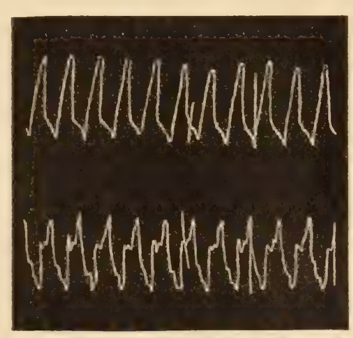


Fig. VII (Kurve 5).

Diese Vergrößerung des Bauchraumes muss aber unbedingt eine Erweiterung der Luftsäcke, die er beherbergt, zur Folge haben, auch wenn deren Wandungen den Bauchwänden nicht unmittelbar anliegen, und daraus resultirt, dass auch diese Luftsäcke während der Inspiration Luft von außen einsaugen[1].

Damit ist nun aber auch endgültig bewiesen, dass ein Antagonismus zwischen den verschiedenen Gruppen der Luftsäcke nicht bestehen kann, dass vielmehr bei der Inspiration alle Luftsäcke sich erweitern und umgekehrt bei der Exspiration sich verengern.

Die scheinbar antagonistische Bewegung der Bauchwand lässt sich am besten mit den Bewegungen des Leders eines Blasebalgs vergleichen, denn auch dieses sinkt ein, während der Hohlraum des Blasebalgs vergrößert und stülpt sich aus, während derselbe verkleinert wird; das Einsinken der Bauchwand ist eben die Folge der Zunahme des Bauchraumes während der Einathmung.

Mit der Erscheinung, dass die Bauchwand während der Ausath-

---

[1] Diese Vorgänge veranschaulicht am schönsten das DONDERS'sche Athemmodell, cf. BERNSTEIN, Physiologie.

mung etwas nach außen hervorgedrängt wird, kann die exspiratorische Kontraktion der Bauchmuskulatur nicht im Widerspruch stehen, denn es ist bloß der mediale Theil der Bauchwand, der sich vorwölbt, während die Bauchmuskeln, besonders die am meisten betheiligten äußeren schiefen Bauchmuskeln mit schief von hinten und oben nach vorn und unten gerichtetem Faserverlauf an den Seitenwänden des Bauches gelegen sind.

Und nunmehr erklärt sich auch der Antagonismus, wie er bei geöffneter Bauchhöhle beobachtet wird. Durch die Beseitigung der Bauchwand kann der Druck der Atmosphäre auf die äußere Oberfläche der bloßgelegten Säcke unmittelbar einwirken. Erweitert sich jetzt der Thorax, so folgen ihm natürlich nur noch die Säcke, die seinen Wänden fest anhaften und saugen dabei die Luft sowohl von außen als auch aus den jetzt allerdings »extrathorakal« gelegenen Säcken an, die unter dem äußeren Luftdruck zusammenfallen müssen; dies kann aber nie der Fall sein bei intakter Bauchwand.

Nach den bisherigen Erörterungen kann ich mich über die Einzelvorgänge der Ein- und Ausathmung kurz fassen: Die Erweiterung der Thorako-Abdominalhöhle hat die Ausdehnung sämmtlicher Luftsäcke zur Folge, es entsteht in ihnen eine Luftverdünnung und die Außenluft dringt nun zunächst in die Luftröhre ein. Ein Theil derselben ergießt sich in die Bronchien, welche die einzelnen Theile der Lungen versorgen, durchströmt das ganze Lungenparenchym und bewerkstelligt die Hämatose; der andere Theil folgt dem Verlauf der Hauptbronchien und gelangt in die Luftsäcke.

Es ist nun aber sehr wahrscheinlich, dass die Lungen bei der Inspiration nicht vollkommen unverändert bleiben, sondern dass auch sie durch Kontraktion der PERRAULT'schen Lungenmuskeln und dadurch hervorgerufene Anspannung und Abflachung des pulmonalen Zwerchfells eine, wenn auch nur geringe Volumvergrößerung, hauptsächlich in der Richtung ihres Längendurchmessers erfahren, da sonst der weitaus größere Theil der aspirirten Luft an dem eigentlichen Lungengewebe vorbei auf dem kürzesten Wege nach der Seite des geringsten Widerstandes hin, in die Luftsäcke sich ergösse und eine gehörige Durchlüftung der Lungen nicht stattfände.

Bevor nun der Spannungsunterschied zwischen der äußeren Atmosphäre und der Luft der Säcke sich gänzlich ausgeglichen hat, beginnt die exspiratorische Verengerung des Brustkorbes (vgl. Kurven);

sämmtliche Luftsäcke werden komprimirt und ihr Inhalt wird durch die Bronchialöffnungen ausgestoßen, kann aber, weil er plötzlich in viel engere Bahnen eingezwängt wird, nicht nach außen gelangen, ohne ebenfalls das Lungenparenchym passirt zu haben. Hierbei dient auch er der Hämatose und fegt zugleich die ausgenutzte Luft vor sich her nach außen.

Die Bedingungen für die Ventilation des Lungengewebes sind somit im Vogelorganismus die denkbar günstigsten: Die nackten Blutkapillaren werden bei dem großen Volumen der Luftsäcke sowohl bei der Einathmung als bei der Ausathmung fast allseitig von großen Mengen sauerstoffreicher Luft umspült und der Gasaustausch zwischen dem rasch cirkulirenden Blut und der Luft vollzieht sich kontinuirlich und mit stets gleicher Energie.

Die von SAPPEY zum Ausdruck gebrachte Ansicht, die Hämatose gehe bloß während der Inspiration vor sich, weil während der Exspiration kein respiratorisches Geräusch hörbar würde, lässt darauf schließen, dass diesem Autor die Wichtigkeit der sog. Residualluft in der Säugethierlunge für die Unterhaltung der Hämatose während der Ausathmung völlig unbekannt war und es ist nur zu verwundern, dass diese Sätze bis jetzt keinen Widerspruch erfahren haben. Die Hämatose wird doch nicht etwa gehört? Dieselbe hat mit dem Athmungsgeräusch gar nichts zu thun und dem Gaswechsel zwischen Blut und Luft während der Ausathmung steht auch in der Vogellunge nicht das geringste Hindernis im Wege.

Es sei noch erwähnt, dass man nach vorheriger Öffnung eines beliebigen Luftsackes die Luftröhre ohne Weiteres unterbinden kann, d. h. ohne dass die Athmung irgend wie gestört würde.

Dass das Zerstören eines oder mehrerer Luftsäcke hochgradige Athembeschwerden nach sich zieht, ist nach dem früher Gesagten selbstverständlich, hingegen ist bemerkenswerth, dass die Athmung ungestört weiter geht, wenn man nach Exstirpation der Luftsäcke die Rumpfhöhle wieder sorgfältig verschließt, indem dann diese vikariirend für die Luftsäcke eintritt.

Einer männlichen Taube wurden die abdominalen und hinteren diaphragmatischen Säcke nebst den abdominalen Zwerchfellen zerstört, die Bauchhöhle unter antiseptischen Vorsichtsmaßregeln wieder verschlossen und das Thier alsdann ins Freie gesetzt. Es flog, wenn auch ziemlich unsicher, auf ein benachbartes Dach und später weiter. Nach sechs Tagen stellte es sich vor dem Fenster des Zimmers, in

dem es früher zusammen mit dem zugehörigen Weibchen untergebracht war, wieder ein. Eingelassen erwies es sich als vollkommen gesund, ohne nachweisbare Abweichungen in der Athmung. Die Bauchwunde war geheilt.

β. Bewegungen der Athemluft in den Hohlräumen pneumatischer Knochen.

Mit der Frage, ob die Vögel im Stande seien, ihren Bedarf an Athemluft ausschließlich durch einen künstlich geöffneten, lufthaltigen Röhrenknochen zu schöpfen, haben sich seit Hunter verschiedene Forscher beschäftigt. Die einschlägigen Versuche wurden immer derart angestellt, dass man den Oberarm eines Vogels der Quere nach durchbrach und hierauf die Luftröhre mittels Ligatur verschloss. Die erzielten Resultate waren recht verschieden. Albers und Sappey konnten ihre Versuchsthiere stundenlang am Leben erhalten, dagegen führten die Experimente Colin's zu durchaus negativen Resultaten, weil, wie Colin erklärt, die Spongiosa des Knochens immer so stark blutete, dass sich die Luftwege sofort mit Blutgerinnsel verstopften. Von nicht viel besserem Erfolge waren Hunter's Versuche begleitet. Er sagt darüber: Das Thier lebte nur so lange, als nothwendig war, um augenscheinlich zu beweisen, dass es durch die Knochenhöhle athmete.«

Auch die von mir angestellten Versuche führten zu keinen ganz übereinstimmenden Resultaten:

Mit zahlreichen Krähen, Dohlen und einem braunen Milan (Milvus ater), lauter ausgewachsenen Exemplaren, gelang der Versuch ausnahmslos.

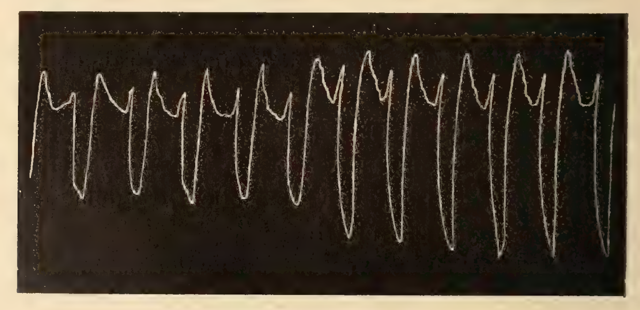


Fig. VIII (Kurve 6).

Es stellte sich zwar stets unmittelbar nach Verschluss der Trachea eine Steigerung in Athmungsfrequenz und -tiefe ein; wenn sich aber die Thiere nach wenigen Minuten an diese »vikariirende Luftröhre«

gewöhnt hatten, athmeten sie ohne jegliche Störung. Wesentliche Störungen des Athmungsvorganges traten auch nicht ein, als der Milan gezwungen wurde, seinen Luftbedarf durch eine in das linke Femur gebohrte Öffnung von etwa 5 mm Durchmesser zu schöpfen.

Kurve 6. Versuchsthier Krähe. Das Thier athmet durch den

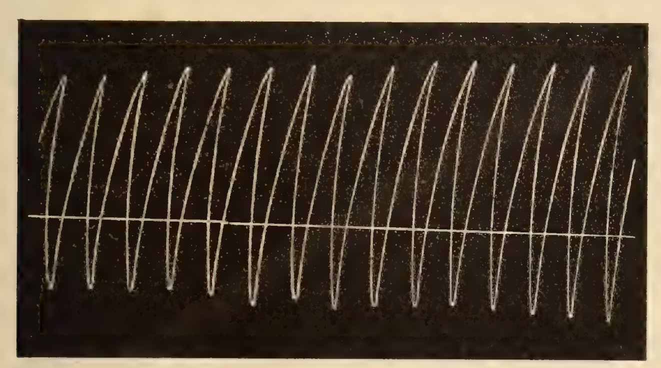


Fig. IX (Kurve 7).

linken Humerus, die Luftröhre ist durch Trachealkanüle und Schlauch mit dem Polygraphen verbunden.

Kurve 7 (mit mitterer Drucklinie). Die Trachea ist unterbunden.

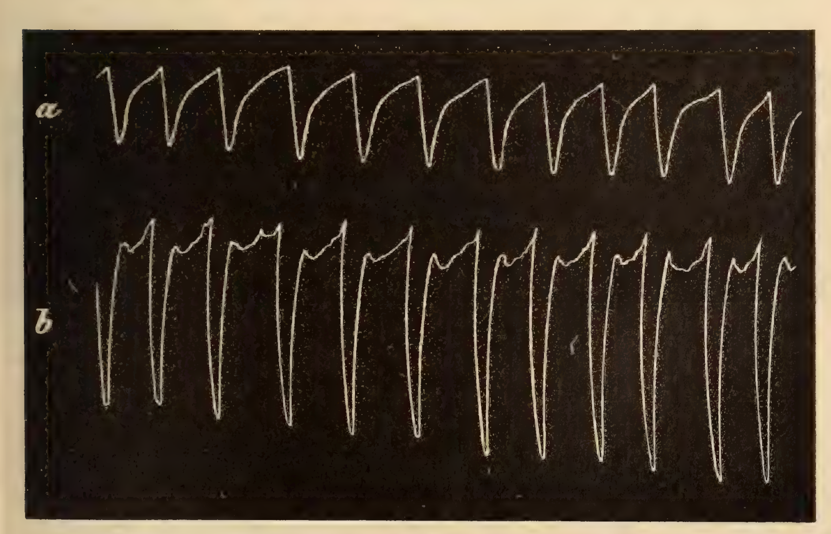


Fig. X (Kurve 8).

Das Thier athmet durch den linken Humerus, der rechte Humerus ist ebenfalls geöffnet und mit dem Polygraphen verbunden.

Kurve 8. Das Thier athmet durch den linken Humerus, der rechte Humerus (*a*) und die Trachea (*b*) sind direkt mit dem Registrirapparat in Verbindung gesetzt.

Anders bei Tauben. Einzelne Thiere ertrugen diese Manipulation fast eben so gut wie Raben, nur stieg die Zahl der Athemzüge jedes Mal von 30 auf 36—40 und wurde die Athmung auch tiefer ausgeführt, ohne dass sich jedoch eigentliche Athemnoth eingestellt hätte. Andere Thiere erstickten in allerkürzester Zeit, wenn der Verschluss der Trachea nicht unverzüglich entfernt wurde. Allein ich glaube annehmen zu dürfen, dass diese Misserfolge auf irgend einen Fehler bei der Operation zurückzuführen sind, den zu entdecken mir allerdings nicht gelang; nur so viel fand ich heraus, dass sich bei solchen Thieren ventilartige Verschlüsse bilden, welche der Luft wohl den Eintritt in die Lungen, nicht aber den Austritt in den Knochen gestatten. Bringt man in derartigen Fällen die offene Knochenhöhle des Versuchsthieres mit dem Polygraphen in Verbindung und verschließt Nasenlöcher und Schnabelspalte fest, so machen sich bei Beginn der Athemnoth einige unregelmäßige Druckschwankungen bemerkbar, worauf mit einem Male der Schreibhebel so weit, wie es der Mechanismus nur gestattet, nach unten sinkt, in welcher Stellung er noch verharrt, wenn die genannten Öffnungen längst wieder frei gegeben sind (vgl. Kurve 9). Die Ursache dieser plötzlichen Druck-

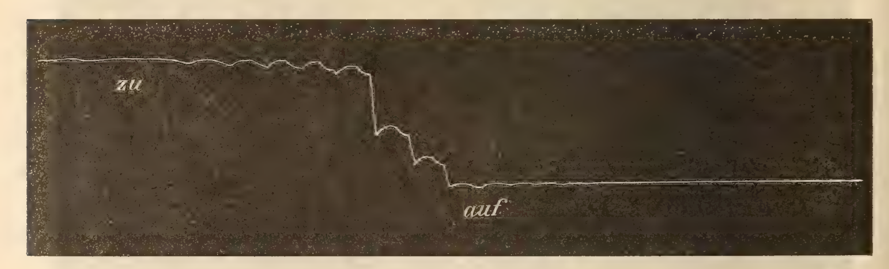


Fig. XI (Kurve 9).

verminderung ist in der größtmöglichen Erweiterung des Brustkorbes in höchster Athemnoth zu suchen.

Es fragt sich nun aber, ob — was neuerdings allgemein bezweifelt wurde — in diesen Hohlräumen auch bei normaler Athmung, also bei freier Trachea, eine regelmäßige Lufterneuerung stattfände. Folgende Versuche sollten hierüber Aufschluss verschaffen:

In den Oberarm einer Taube, und zwar etwa in der Mitte seiner Innenfläche, wird mittels kleiner Trephine eine Öffnung von 4 mm

Durchmesser angebracht, in diese eine passende Glaskanüle eingeführt und letztere mit dem dickwandigen Leitungsschlauch des Registrirapparates verbunden. Dabei erhalte ich die Kurve 10.

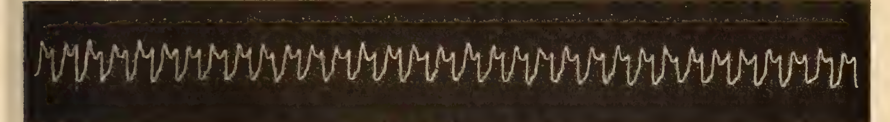


Fig. XII (Kurve 10).

Der gleiche Versuch mit einer Krähe ausgeführt ergiebt Kurve 11.

Doppelkurve 12. Die Knochenhöhlen des Oberarms und Oberschenkels eines Milans sind mit je einer Registrirtrommel in Verbindung gesetzt. Die Kurven nehmen von zwei genau senkrecht unter

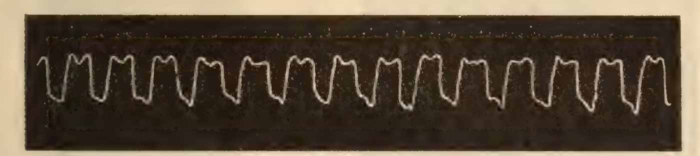


Fig. XIII (Kurve 11).

einander liegenden Punkten ihren Anfang. Diese Kurven zeigen in ausgesprochenster Weise, wie ausgezeichnet auch die entferntesten Ausstülpungen der Luftsäcke ventilirt werden und wie gleichmäßig sich die Luft in sämmtlichen Hohlräumen bewegt. Füllung und Entleerung beginnen in beiden Knochenhöhlen in einem und demselben Momente und die feinste Druckschwankung kommt in allen Theilen des pneumatischen Apparates zur vollsten Geltung.

Einen Beweis dafür, dass die Luftsäcke mit den zugehörigen Knochenhöhlen in vollkommen freier Kommunikation stehen, liefert auch folgender einfacher und doch interessanter Versuch: Einer frisch getödteten Krähe werden beide Humeri geöffnet und die Trachea unterbunden. Hält man nun vor den einen Knochenkanal ein brennendes Streichholz und bläst in den anderen kurz und kräftig ein, so verlöscht die Flamme sofort.

Nach alledem kann es nicht bezweifelt werden, dass auch die Hohlräume der pneumatischen Knochen — trotz der starren Wandungen — einer regelmäßigen Durchlüftung ausgesetzt sind, wie ja die verschiedene Temperatur und Zusammensetzung der Luft an

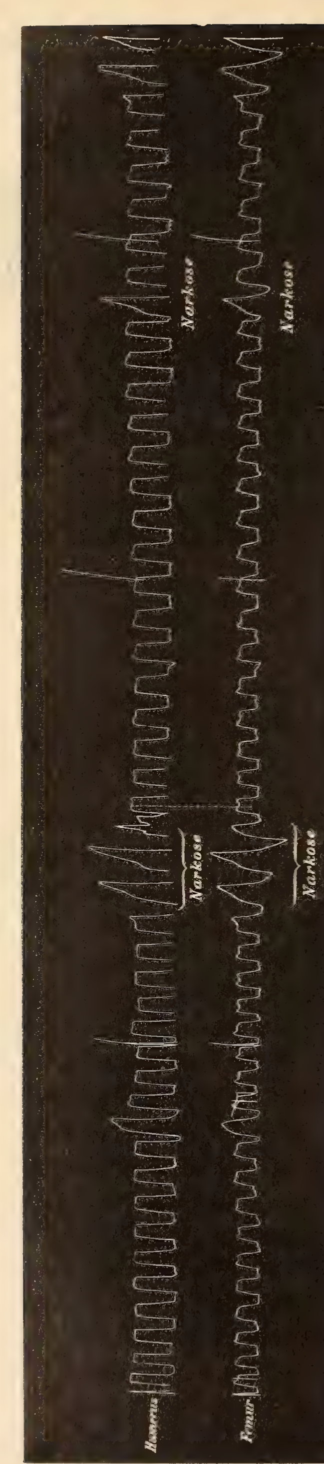


Fig. XIV (Kurve 12).

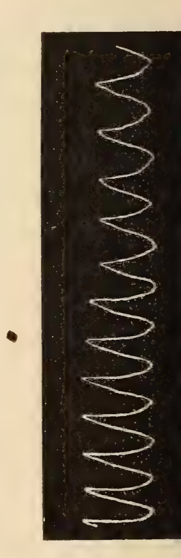


Fig. XV (Kurve 13).

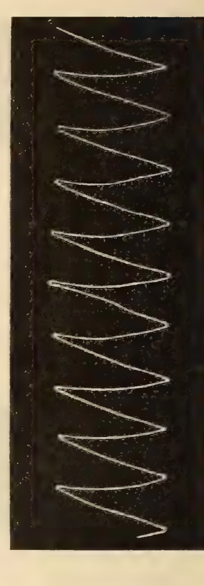


Fig. XVI (Kurve 14).

sich schon konstante Diffusionsströmungen zwischen den Luftsäcken und den Knochenhöhlen hervorrufen müssten.

Dass durch das Öffnen lufthaltiger Röhrenknochen die Athmung nicht unbeträchtlich beeinflusst wird, wurde im vorigen Kapitel erörtert. Diese Variationen der Athembewegung sind in Kurve 13 und 14 dargestellt.

Kurve 13. Bewegungen des Brustbeins eines Raben.

Kurve 14. Die gleichen Bewegungen nach Öffnung beider Humeri. Die Höhe der Kurve 13 verhält sich zu derjenigen der Kurve 14 wie 1 : 2.

γ. Durchlüftung des Athemapparates während des Fluges.

Bisherige Ansichten. Nach den Ansichten von SAPPEY, MAGNUS und vielen Anderen geschieht die Athmung während des Fluges in der gleichen Weise wie in der Ruhe. Von der Voraussetzung ausgehend, dass das Sternum unbeweglich in den Brustkorb eingefügt sei, haben sich diese Autoren damit begnügt, festzustellen, dass die Brustmuskeln bei den Vögeln ausschließlich von diesem Knochen ihren Ursprung nehmen und hieraus gefolgert, dass die Rippen auch während der Flugbewegung ihre freie Beweglichkeit bewahrten.

Im Gegensatz hierzu erklären CAMPANA und STRASSER mit Recht, dass die Flugaktion nicht ohne Einfluss auf die Athmung sein könne: »Durch das Hinausgelangen der Luftsäcke an die hauptsächlich lokomotorische Extremität müsse die lokomotorische Arbeit die Ventilationsgröße steigern.«

MAREY und G. BERT glauben, dass Athem- und Flugbewegungen synchronisch seien, d. h. dass mit jeder Flügelhebung eine Erweiterung, und mit jedem Flügelniederschlag eine Verengerung des Brustkorbes zusammenfalle. G. BERT stellte nämlich durch einen Versuch von allerdings zweifelhafter Zuverlässigkeit fest, dass in der Luftröhre bei der Flügelhebung eine Lufteinsaugung und bei dessen Senkung eine Luftausstoßung stattfände. BERT führte eine T-förmige Kanüle in die Luftröhre eines Vogels ein. Das eine Ende des quergestellten Stückes blieb frei, das andere Ende verband er mittels eines langen Gummischlauches mit dem Polygraphen und ließ dann das Thier fliegen. Nun weiß aber ein Jeder, der sich mit der Herstellung von Pneumatogrammen befasst hat, dass schon geringe Bewegungen des Leitungsschlauches störend wirken. Denkt man sich jetzt ein geängstigtes Thier, mit der Kanüle in der Trachea, und an dieser verschiedene Meter Gummischlauch, herumflattern, so wird man mit mir darin übereinstimmen, dass ein derartiger Versuch nur von zweifelhaftem Werthe sein kann.

Es kann nun begreiflicherweise nicht in meiner Absicht liegen, die Mechanik der Athmung während der Flugaktion eingehend und genau zu schildern. Es wäre dies eine Aufgabe, deren wissenschaftliche Lösung mit den größten Schwierigkeiten verküpft ist, weil die in Betracht kommenden Vorgänge sich der direkten Beobachtung und experimentellen Untersuchung völlig entziehen. Ich war desshalb darauf angewiesen, einige Folgerungen aus den anatomischen Einrichtungen zu ziehen und zur Begründung dieser den Vogel unter

Bedingungen zu beobachten, die etwa denjenigen gleichkommen, unter denen er sich während des Fluges befindet.

Es ist zunächst eine merkwürdige Erscheinung — und darin unterscheiden sich die Vögel wesentlich von den Säugethieren —, dass bei ihnen die Athmung durch die Körperbewegung scheinbar gar nicht beeinflusst wird, obgleich doch die Flugbewegung als die größte Arbeitsleistung betrachtet werden muss, deren der Wirbelthierkörper überhaupt fähig ist. Während bei allen übrigen Warmblütern größere oder geringere Kraftleistung eine nicht unbedeutende Steigerung in der Zahl und Tiefe der Athemzüge hervorrufen, die nachher stets noch einige Zeit anhält, bemerkt man beim Vogel, z. B. einer Taube, die eben eine große Strecke in rasender Geschwindigkeit durchflogen hat, und wobei acht bis zehn Flügelschläge in der Sekunde ausgeführt wurden, kaum eine Beschleunigung der Athmung.

Eine Brieftaube legt nach GÄTKE (Vogelwarte Helgoland) 15, 28 und mehr geographische Meilen in der Stunde zurück. Die Fluggeschwindigkeit ist aber viel größer bei wandernden Vögeln. So wurde für die Rabenkrähe (Corvus cornix) eine Wandergeschwindigkeit von 27 Meilen nachgewiesen, und das nordische Blaukehlchen soll 45 Meilen in der Stunde zurücklegen. Regenpfeifer, Brachvögel, Uferschnepfen legen nach Beobachtungen GÄTKE's mindestens 50 Meilen in der Stunde zurück. Vgl. auch MOSSO, Die Ermüdung. p. 17 und 18.

Diese Erscheinung ist um so auffallender, als der Widerstand, den die Luft dem schnellen Vorwärtsdringen entgegensetzt, die Athmung, speciell die Ausathmung, ungemein erschwert.

Man denke nur an die Athembeklemmungen, welche sich einstellen, wenn man den Kopf mit nach vorn gerichtetem Gesichte aus einem in vollem Gange befindlichen Eisenbahnzuge zum Fenster hinaushält. VROLIK ist der Ansicht, dass ein Mensch, der auf einem rasch dahineilenden Strauß sitzen würde, ersticken müsste, wenn er an diese Bewegung nicht gewöhnt wäre. Dieser Widerstand ist allerdings viel geringer in bedeutenden Höhen, wo die Dichtigkeit der Athmosphäre aufs äußerste vermindert ist.

Bemerkenswerth ist es, dass bei Vögeln, die in einem beschränkten Raum, wie in einem Zimmer, herumzuflattern gezwungen werden, in allerkürzester Zeit Athemnoth und hochgradige Ermattung sich einstellen.

Aber noch ein weiteres wichtiges Moment muss berücksichtigt werden: Beim Menschen und den Säugethieren geht jede anstrengende Thätigkeit der vorderen Extremität (Heben großer Lasten etc.) mit mehr oder weniger vollkommener Unbeweglichkeit

des Brustkorbes und des Zwerchfells einher. Denn, wenn die Muskeln, welche vom Stamm an die Extremität übertreten, eine nachhaltige Wirksamkeit entfalten sollen, so müssen sie in dem ersteren eine hinlänglich feste und sichere Stütze finden. Da aber die Feststellung der Brustwände sehr bald eine Sauerstoffverarmung des Blutes nach sich zieht, so können solche Muskelanstrengungen nie von Dauer sein. Sie müssen alsbald unterbrochen werden, damit die Athmung ihren Fortgang nehmen kann.

Es kann nun keinem Zweifel unterliegen, dass bei der Flugbewegung der Vögel die Rippen, das Sternum, und vor Allem auch die Coracoide und die Furcula festgestellt werden müssen. Die Rippen, weil auf ihnen die Achse, um die sich der Flügel bewegt, das Schulterblatt, befestigt ist, das Brustbein, weil es den Brustmuskeln, den Hauptfaktoren der Flugbewegung, zum Ansatz dient, die Coracoide und die Furcula, weil sie als Strebepfeiler die feste Verbindung zwischen den beiden vorigen und zugleich eine feste Stütze für die Luftruder bilden müssen. Der Schultergürtel würde seine ganze Bedeutung einbüßen, wenn er bei der Bewegung der Flügel nicht feststände.

Würden die Brustwände während des Fluges nicht fixirt, so würde die Kontraktion der Brustmuskeln nicht sogleich durch eine Senkung der Flügel, sondern zunächst durch eine Hebung des Brustbeins beantwortet werden, weil ja bei der Bewegung des letzteren ein viel geringerer Widerstand zu überwinden wäre als beim Niederziehen der Flügel. Durch eine derartige Einrichtung ginge aber ein großer Theil der Muskelkraft, und zwar gerade die ergiebigste Anfangswirkung der Muskeln, für die Lokomotion verloren.

Eine respiratorische Bewegung der Rippen ohne gleichzeitige Verschiebung des Sternums, wie sie von Magnus, Sappey und Anderen angenommen wird, lässt sich mit dem mechanischen Bau des Brustkorbes absolut nicht vereinigen.

Die Fixation des Brustkorbes und damit auch des Schultergürtels kann leicht erreicht werden durch Verharren der Inspirationsmuskeln im Kontraktionszustande. Die Processus uncinati und die Gelenkverbindungen der Rippen (Kniepresse!) begünstigen diese Feststellung in hohem Grade.

Nach all diesen Erwägungen komme ich zum Schlusse, dass die Durchlüftung des Athemapparates während des Fluges in ganz anderer Weise erfolgen muss, als in der Ruhe oder bei der Bewegung auf festem Boden, und es darf füglich ange-

nommen werden, dass besondere Athembewegungen neben den Flügelbewegungen nicht ausgeführt werden.

Gewiss ist, dass der Respirationsapparat der Vögel auch im Fluge ausgezeichnet durchlüftet sein muss, denn bekanntermaßen wirkt nach bisher herrschenden Ansichten bei den Säugethieren die Muskelthätigkeit nur dadurch beschleunigend auf die Athembewegungen ein, dass sie den Sauerstoffverbrauch und die Kohlensäurebildung bedeutend erhöht.

Nun hat schon HUNTER den Luftsäcken die Aufgabe zugeschrieben, dem rasch dahinfliegenden Vogel als Luftreservoire zu dienen, eine Ansicht, die neuerdings nur wenig Berücksichtigung fand, die aber sicherlich sehr viel für sich hat. Für dieselbe spräche auch der Umstand, dass die Luftsäcke ein viel größeres Luftquantum zu fassen vermögen, als sie bei ruhiger Athmung aufnehmen.

Allein, wie der Versuch zeigt, reicht der Vogel mit dem Luftvorrath, der ihm nach höchstmöglicher (künstlicher) Füllung der Luftsäcke und Verschluss der Luftröhre zur Verfügung steht, kaum $2^1/_2$ Minuten aus. Es müssen daher Vorrichtungen vorhanden sein, welche den Vogel in Stand setzen, auch bei festgestellten Brustwänden die Athemluft zu erneuern.

Eine derartige Einrichtung ist zweifelsohne in den axillaren und subpectoralen Säcken gegeben. Diese Säcke, die ja bei guten Fliegern besonders entwickelt sind, verändern nämlich bei den verschiedenen Phasen der Flügelbewegung regelmäßig ihr Volumen.

Wenn man nach künstlicher Fixation des Brustkorbes die Luftröhre eines frisch getödteten größeren Vogels mit einem Manometer verbindet, so beobachtet man, dass bei der passiven Bewegung des Flügels in der Richtung des Rückens die Luft angesaugt wird und bei der Bewegung in der Richtung der Brust die Luft nach außen strömt. Wird das Cavum der interclavicularen Säcke durch Öffnung der beiden Humeri mit der Außenluft in Kommunikation gesetzt, so werden bei Bewegung der Flügel in dem Manometer Druckschwankungen nicht mehr wahrgenommen. Verbindet man aber den durchschnittenen Humerus mit dem Manometer und verschließt die Luftröhre, so erhält man die gleichen Resultate wie bei dem ersten Versuche. Ferner sieht man beim Einblasen von Luft oder Einspritzen einer Injektionsmasse in die Trachea eines todten Vogels die Flügel vom Körper sich abheben und umgekehrt beim Ansaugen der Luft sich senken. Somit müssen auch durch das Heben und Senken der Flügel beim Fluge die Luftsäcke des axillaren und subpectoralen

Raumes abwechselnd erweitert und verengert, und die Luft in Folge dessen eingesaugt und ausgestoßen werden. Auch der Versuch von G. Bert ist in diesem Sinne zu deuten (vgl. auch Weber [57]).

Bedenkt man nun, dass gute Flieger je nach ihrer Größe 3 bis 13 Flügelschläge in der Sekunde machen, so wird es klar, dass durch die Bewegung der Flügel ein sehr beträchtliches Luftquantum umgesetzt wird, ohne dass hierzu eigentlich ein besonderer Aufwand von Muskelarbeit nothwendig wäre.

Es liegt aber die Vermuthung nahe, dass die bei schneller Vorwärtsbewegung auf den Vogel einwirkende Luftdrucksteigerung zur Durchlüftung des Respirationstractus mit beiträgt, dass, indem der mit vorgestrecktem Kopf fliegende Vogel sich gleichsam in die Luft einbohrt, diese in dessen Nasenöffnungen einströmt und die Luftsäcke wie Fallschirme aufbläht. Dadurch stände dem Vogel ein ständiger Vorrath von Athemluft zur Verfügung, der dann durch das Pumpenspiel der axillaren und subpectoralen Säcke in Cirkulation gesetzt würde; auch an eine Mitwirkung der Bauchpresse wäre zu denken.

Zu bemerken ist, dass die Nasenlöcher der Vögel so beschaffen sind, dass sich die Luft in ihnen fangen muss. Schief nach vorn und außen gerichtet, sind sie verhältnismäßig groß und bei manchen großen Fliegern, wie Procellaria u. A., in eine Röhre mit vorstehenden Rändern verlängert; auch bei Diomedea findet sich eine ähnliche Einrichtung.

Dass ein derartiges Athmen aus Luftvorrath ohne jedwede Athembewegung möglich ist, beweisen folgende Versuche.

Der Oberarm einer Krähe wurde geöffnet, die Luftröhre durch eine Trachealkanüle mit einem Gummigebläse verbunden und ein mäßig starker Luftstrom eingeblasen. Der Körper des Versuchsthieres dehnte sich bedeutend aus, die Bauchdecke wurde straff gespannt und die Athembewegungen sofort gänzlich eingestellt. Dabei befand sich der Vogel offenbar ganz wohl und verrieth keinerlei Missbehagen (Apnoe). Die eingeblasene Luft strömte durch den Humerus wieder aus. Wurde die Lufteinblasung unterbrochen, so verstrich längere Zeit, bis die Athembewegungen wieder begannen. Die Athemzüge waren Anfangs schwach und erreichten erst allmählich die gewöhnliche Stärke. Mit dem gleichen Erfolge wurde die Luft durch den geöffneten Humerus oder eine in den hinteren thorakalen Sack eingelegte Kanüle eingeblasen, wobei sie dann durch die Luftröhre ausströmte.

Zu einem weiteren Versuche bediente ich mich eines Wasser-

strahlgebläses, mit dessen Ausblaseschlauch ich eine passende Glasröhre verband. In das freie, leicht trichterförmig erweiterte Ende der letzteren wurde der Schnabel einer mit gestrecktem Kopf auf ein Brett befestigten, sonst aber intakten Taube bis über die Nasenlöcher eingeführt, derart, dass die Luft ringsum vorbeistreichen konnte.

Sobald das Gebläse in Gang gesetzt wurde, blähte sich das Thier wie bei den vorigen Versuchen auf, die Athemzüge wurden seltener, äußerst oberflächlich, kaum wahrnehmbar, aber es gelang nicht, die Athembewegungen vollkommen zum Stillstand zu bringen. Auch bei diesem Versuche, den ich mit kurzen Unterbrechungen über eine halbe Stunde ausdehnte, äußerte das Versuchsthier nicht das geringste Missbehagen.

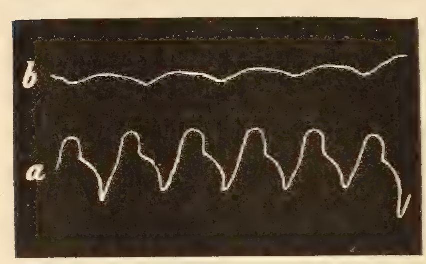
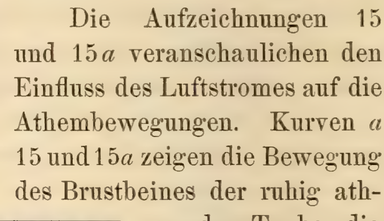


Fig. XVII (Kurve 15).


Die Aufzeichnungen 15 und 15*a* veranschaulichen den Einfluss des Luftstromes auf die Athembewegungen. Kurven *a* 15 und 15*a* zeigen die Bewegung des Brustbeines der ruhig athmenden Taube, die Kurven *b* bei einwirkendem Luftstrom.

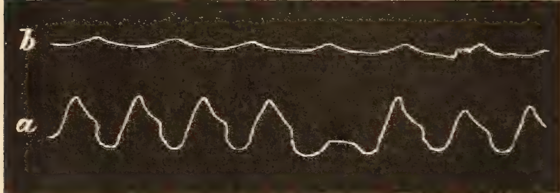


Fig. XVII*a* (Kurve 15*a*).

Es hat somit folgende Annahme viel Berechtigung: Die Luftsäcke sind Luftbehälter für den Flug. Sie setzen den fliegenden Vogel in Stand, sein Athembedürfnis in reichlichem Maße zu befriedigen, ohne besondere Athembewegungen auszuführen; er athmet aus Luftvorrath, befindet sich also dauernd im Zustande der Apnoe.

Aus den erwähnten Beziehungen der Flugbewegung zur Athmung erklärt sich auch das schnelle Eintreten von Athemnoth beim Herumflattern im eingeschränkten Raume.

Die Feststellung des Brustkorbes in Inspirationsstellung brächte den mechanischen Nutzen mit sich, dass die beiden Ansatzstellen der Brustmuskeln weiter aus einander zu liegen kämen, wodurch die ausschlaggebende Wirkung dieser Muskeln erhöht würde.

2. Zum Chemismus der Athmung.

Besteht in den Luftsäcken ein respiratorischer Gaswechsel?

Nachdem sich ergeben hat, dass sich die Rumpfluftsäcke durch Gefäßarmuth auszeichnen und die wenigen Gefäße derselben dem Körperkreislauf angehören, kann an eine Unterstützung der Bluterfrischung durch die Luftsackwände wohl kaum gedacht werden. Auch die Vermuthungen älterer Forscher, dass die Luft durch Vermittelung der Luftsäcke, ohne Dazwischentreten des Blutes, einen direkten Gasaustausch mit den Gewebselementen des Körpers unterhalte oder dass ein Gaswechsel zwischen der Athemluft und den Kapillarsystemen des Körperkreislaufs stattfände, haben wenig Wahrscheinlichkeit. Denn die dreischichtige, ziemlich dichte und offenbar auch saftarme Membran der Luftsäcke muss einen derartigen Diffusionsverkehr zum allermindesten sehr erschweren und verlangsamen, oder — was mich viel wahrscheinlicher dünkt — vollständig verhindern.

Um mir Aufschluss darüber zu verschaffen, ob die Luft in den Luftsäcken eine Veränderung in ihrer chemischen Zusammensetzung erleide, machte ich wiederholt den Versuch, durch die unmittelbar am Brusteingang quer durchschnittene Luftröhre einen feinen Lungenkatheter in einen der bronchialen Zugänge der Luftsäcke einzuführen und so die freie Verbindung zwischen Luftsack und Lungen aufzuheben. Ich hätte alsdann von außen her eine Kanüle in den betreffenden Sack eingelegt, einen konstanten Luftstrom langsam durch den Luftsack hindurchgeführt (Katheter-Luftsack-Kanüle) und diese Luft chemisch untersucht. Von der Ausführung dieses Versuches musste leider Abstand genommen werden, weil es niemals gelang, den Katheter durch den unteren Kehlkopf hindurchzubringen.

Wesentlich anders gestalten sich diese Verhältnisse in den lufthaltigen Knochenhöhlen: Es wurde gezeigt, dass die häutige Auskleidung dieser Räume ziemlich enge Netze und Geflechte von wirklichen Kapillargefäßen aufweisen, die theilweise nur von einem einschichtigen zarten Plattenepithel bedeckt sind.

Diese Einrichtung im Verein mit der von mir nachgewiesenen Durchlüftung dieser Hohlräume ließen voraussetzen, dass hier ein direkter Austausch zwischen Blutgasen und Athemluft stattfinde, eine Vermuthung, die denn auch durch folgenden Versuch ihre Bestätigung fand:

In den Oberarm einer $2^1/_2$ Jahre alten Gans, etwas distal vom Schultergelenk, wurde eine kreisrunde 4 mm weite Öffnung einge-

bohrt[1] und von dieser aus die Verbindung der Knochenhöhle mit dem Achselsack durch Austamponiren des obersten Endes der ersteren mit feuchter Watte und physiologischer Thonmischung aufgehoben. Eine zweite Öffnung wurde in der Nähe des unteren Knochenendes angebracht. In jede der beiden Öffnungen wurde eine kurze Glasröhre luftdicht eingekittet und diese durch Gummischläuche mit je einer Gaswaschflasche verbunden, von denen die eine koncentrirte Kalilauge (Flasche I), die andere klares Kalkwasser (Flasche II) enthielt. Die Flasche II wurde wiederum mit einem Doppelaspirator in Verbindung gebracht. Die aspirirte Luft passirte also, nachdem sie ihre Kohlensäure an die Kalilauge der Flasche I abgegeben hatte, den Hohlraum des Knochens und dann die mit Kalkwasser beschickte Flasche II.

Vor der Einleitung des Versuchs wurde die Tamponade auf ihre Dichtigkeit geprüft und die Knochenhöhle gut durchlüftet.

Etwa 8 Minuten nach dem Beginn des Versuchs trat in dem Kalkwasser milchige Trübung ein, die sich allmählich zu einem feinkörnigen Niederschlag von kohlensaurem Kalk gestaltete.

Durch obiges Ergebnis ist der bestimmte Beweis erbracht, dass in den Hohlräumen der pneumatischen Knochen Kohlensäure in geringem Maße ausgeschieden und wahrscheinlich auch Sauerstoff aufgenommen wird. Ist die auf diesem Wege dem Blut zugeführte Sauerstoffmenge auch nur gering, so ist dennoch die schon von Owen ausgesprochene Vermuthung, »es sei eine der Funktionen dieser Räume in einer förmlichen Respiration zu suchen«, vollauf begründet.

Der etwaige Einwurf, dass die pneumatischen Membranen keine eigentlichen Lungengefäße enthalten, müsste als nicht stichhaltig zurückgewiesen werden, denn wenn die Kapillargefäße wie andere ernährende Kapillaren Kohlensäure aus dem Gewebe aufnehmen, so können sie dieselbe doch sogleich wieder an die sie umspülende Luft abgeben: »Wo auch immer das Blut mit der Atmosphäre in einen die Diffusion zulassenden Kontakt kommt, muss in derselben Weise wie in den Lungen ein auf Ausgleich etwaiger Spannungsverschiedenheiten hinzielender Gasaustausch eintreten« (Hermann, Lehrbuch der Physiologie). Man denke nur an die Haut- und Darmathmung,

---

[1] Der erste von mir angestellte Versuch scheiterte an einer heftigen Blutung, die sich bei der Bohrung dieses Loches einstellte. Bei den weiteren Versuchen gelang es, die Blutungen mit dem Thermokauter zu stillen.

die ja bei manchen niederen Thieren allein zur Unterhaltung des ganzen Stoffwechsels genügen.

Über die Bedeutung des pneumatischen Apparates für die Verminderung des Gesammtgewichtes und dessen sonstige Beziehungen zur Flugbewegung, die Verwendung der Luftsäcke zur Stimmbildung etc. ist kaum etwas Neues zu sagen; hingegen möchte ich auf einen Punkt, nämlich die Bedeutung der Luftsäcke für die Wärmeökonomie noch kurz eingehen.

In allerneuester Zeit wurde von Vescovi (55) die früher schon von Campana geäußerte Meinung wieder aufgefrischt, dass in den Luftsäcken Zwecks Aufrechterhaltung der Homöothermie beträchtliche, aus dem Blute stammende Wassermengen zur Ausscheidung gelangen. Mit dieser Auffassung kann ich mich um so weniger befreunden, als Campana sowohl wie Vescovi auf die Gefäßarmuth der Luftsackwände sich stützend, deren Bedeutungslosigkeit für die Bluterfrischung ausdrücklich hervorheben.

Es ist ja durch zahlreiche Untersuchungen erwiesen, dass auch bei den Vögeln die ausgeathmete Luft für ihre Temperatur mit Wasserdampf gesättigt ist, und ich habe mich durch eigene Messungen[1] davon überzeugt, dass die in den Luftsäcken cirkulirende Luft annähernd die gleiche Temperatur aufweist wie der Vogelkörper selbst; aber es wäre vollkommen falsch, die Verdunstung des Wassers und die Erwärmung der Luft in den Luftsäcken allein suchen zu wollen. Woher sollte auch das in den Luftsäcken abgedunstete Wasser stammen, wenn sich deren Wände durch Gefäßarmuth auszeichnen? Wollte man aber annehmen, die durch die ausgeathmete Luft entführte Wassermenge würde aus den die Luftsäcke umgebenden Geweben durch die Luftsackmembran hindurch diffundiren, so stünde auch der Annahme, dass gleichzeitig eine respiratorische Gasdiffusion stattfände, durchaus nichts entgegen.

Allein schon Milne Edwards (1857) und Lombard (1868) weisen darauf hin — und ihre Auffassung ist jetzt allgemein zur Geltung gelangt —, dass bei den Säugern die Luft bereits auf dem Wege zu

---

[1] Durch eine von außen her angebrachte Öffnung wurde ein gut schließendes Maximalthermometer in den hinteren thorakalen Sack einer Taube eingeführt. Dasselbe zeigte schon nach kurzer Zeit 40,8° C., bei einer Körpertemperatur von 41,5° (per anum gemessen) und einer Umgebungstemperatur von 16°. Bieletzky giebt für die Luftsäcke der Ente eine Temperatur von nur 35,8° C. an.

den Alveolen vorgewärmt und mit Wasserdampf erfüllt wird. Es ist aber durchaus kein Grund vorhanden anzunehmen, dass bei den Vögeln die Sättigung der Athemluft mit Wasserdampf nicht ebenfalls in den Luftwegen und Lungen geschieht.

Nichtsdestoweniger müssen mit Rücksicht auf die Abwesenheit von Schweißdrüsen, die Luftsäcke bei der Wasserverdunstung und Wärmeregulation in so fern eine wichtige Rolle spielen, als eben durch ihre Vermittelung verhältnismäßig viel größere Luftmengen den Athemapparat passiren als bei den Säugethieren.

Schlussfolgerungen.

Fasse ich die Hauptergebnisse vorliegender Abhandlung kurz zusammen, so gestalten sich dieselben wie folgt:

Die Luftsäcke der Vögel müssen allgemein als gefäßarm bezeichnet werden. Die wenigen ihrer Ernährung dienenden Gefäße gehören dem Körperkreislauf an; die Arterien nehmen aus dem Aortensystem ihren Ursprung, die Venen entleeren sich direkt oder indirekt in die Hohlvenen. Kapillarnetze fehlen vollständig. Die Luftsäcke können somit nicht als Vergrößerung der eigentlichen Athemoberfläche betrachtet werden.

Hingegen sind es andere Organisationsverhältnisse, welche die Vögel in Stand setzen, ihr bei der Flugarbeit außerordentlich gesteigertes Sauerstoffbedürfnis auch in wenig dichten sauerstoffarmen Luftregionen zu befriedigen, in denen kein anderer Warmblüter auszudauern vermag.

Lungen und Luftsäcke haben sich in das Athemgeschäft getheilt und durch diese Arbeitstheilung wurde ein Apparat geschaffen, der auch den höchsten Ansprüchen gewachsen ist.

Die Lungen, welche fast ausschließlich den chemischen Vorgängen, dem Gaswechsel zwischen Blut und Umgebungsmedium dienen, sind, wenn äußerlich auch von verhältnismäßig geringem Volumen, mit einem Reichthum an Kapillargefäßen ausgestattet, der von demjenigen der leistungsfähigsten Säuger auch nicht annähernd erreicht wird. — Koncentration des respirirenden Parenchyms. — Diese Kapillaren sind zudem vollständig nackt und derart angeordnet, dass der größte Theil ihrer Oberfläche mit der Luft in Berührung kommt. In diesem Sinne könnte man allerdings von einer Vergrößerung der Athemfläche sprechen.

Aufgabe aber der mächtig entwickelten Luftsäcke ist es, beständig große Mengen Luft an dem mit großer Geschwindigkeit

kreisenden Lungenblut[1] vorbeizujagen und zwar einer Luft von stets gleicher Zusammensetzung. Die vom Blute ausgeschiedene Kohlensäure wird unverzüglich aus den Lungen hinausgefegt und gleichzeitig dem Blute reichliche Gelegenheit geboten, Sauerstoff aufzunehmen.

Die Erledigung der Frage, ob etwa das Blut der Vögel hämoglobinreicher ist oder ob das Hämoglobin dieser Thiere eine größere Affinität zum Sauerstoff zeigt, als das der übrigen Warmblüter, muss der Zukunft überlassen bleiben.

Gewiss ist: Der Gasaustausch zwischen Blut und Athemluft vollzieht sich bei den Vögeln zwar in einem räumlich eingeschränkten Organe, aber mit außerordentlicher Geschwindigkeit und Intensität.

Hierzu kommt die höchst zweckmäßige Verwerthung der lokomotorischen Muskelarbeit und der Lokomotion selbst für die Lufterneuerung.

Bemerkt sei noch, dass sämmtliche Wandervögel bei ihrer Reise beträchtliche Höhen einhalten; so ist selbst für die niedrig ziehenden Brachvögel eine Höhe von 3—5000 m festgestellt worden; es wird aber als sehr wahrscheinlich angenommen, dass manche Zugvögel in der staunenerregenden Höhe von 10000 bis 12000 m ziehen (nach Gätke).

Mit Rücksicht hierauf dürfen auch für die unter gewöhnlichen Lebensverhältnissen in Höhen von etwa 6000 m emporsteigenden Vögel (Condor, Geier etc.) besondere anatomische Einrichtungen nicht vorausgesetzt werden.

Verzeichnis der angeführten Werke.

1. J. A. Albers, Versuche über das Athemholen der Vögel. (Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Thiere. Bremen 1802.)
2. Willand Gepys Allen, On the respiration of Birds. (Philosoph. Transact. 1829. p. 270.)
3. Blumenbach, Handbuch der vergleichenden Anatomie. Göttingen 1824.
4. F. E. Beddard, Note on the air-sacs of the Cassowary. (Proc. Zoolog. Soc. 1886, p. 145.)

[1] Nach Hering und Vierordt beträgt die mittlere Umlaufsgeschwindigkeit bei Vögeln 1—11 Sekunden, je nach der Größe. Sappey giebt 5 Minuten an (!).

5. BERGMANN u. LEUKART, Anatomisch-physiologische Übersicht des Thierreiches. 1855.
6. PAUL BERT, Leçons sur la respiration. Paris 1870.
7. Derselbe, Recherches expérimentales sur l'influence que les modifications dans la pression barométrique exercent sur les phénomènes de la vie. (Ann. d. scienc. nat. Zoolog. Ser. V. T. XX. 1874.)
8. N. BIELETZKY, Resultate der Messungen der Athemhöhlen der Ente. Charkow 1878. (Russisch.)
9. FANNY BIGNON, Pneumaticité chez les oiseaux. Lille 1889.
10. H. BOULART, Note sur un système particulier des sacs aëriens observé chez quelques oiseaux. (Journ. d'Anat. et Physiol. 1882. p. 467.)
11. CAMPANA, Physiologie de la respiration chez les oiseaux etc. Paris 1875. (Nicht zugänglich.)
12. CARUS, Tabul. Anatom. comp. illust. Leipzig 1826—1852.
13. COLAS, Essai sur l'organisation des poumons des oiseaux 1826. (FRORIEP's Not. Bd. XV. No. 326. 1826.)
14. COLIN, Traité de Physiologie comparée. II. 1873.
15. CUVIER, Leçons d'Anatomie comparée. 1805.
16. W. H. DROISIER, On the function of air cells and the mode of respiration in birds. (Ann. and Mag. Nat. Hist. 1866. p. 313.)
17. C. J. EBERTH, Über den feineren Bau der Lungen. (Diese Zeitschr. Bd. XII. 1863. p. 450.)
18. EDMONSTON, Über die Fähigkeit, welche die Wassersäugethiere und die Wasservögel besitzen, das Athemholen längere Zeit aufzugeben. (FROR. Not. Bd. XIX. No. 401. p. 651.)
19. FATIO, De avium corpore pneumatico. (Diss. Berol. 1860.)
20. E. FICALBI, Alcune ricerche sulla struttura istologica delle sacche aërifere degli uccelli. (Att. Soc. Tosc. Sci. Nat. VI. 1885. Ref. Biolog. Centralblatt. 1886. V. p. 249.)
21. L. FULD, De organis quibus aves spiritum ducunt. Virceburgae 1816.
22. GADOW, Vögel. (BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreiches. 1891. p. 713.)
23. N. GOUILLOT, Mémoire sur l'appareil de la respiration dans les oiseaux. (Ann. Sci. Nat. III. S. T. V. 1846. p. 25.)
24. HARVEY, Exercitationes de generatione animalium. (Paris 1737.)
25. HÜFNER, Gesetz der Dissoziation des Oxyhämoglobins. (Arch. f. Anat. u. Physiol. 1890.)
26. J. HUNTER, Sur les receptacles aëriens des oiseaux. Oeuvres T. XVIII. p. 284.)
26a. HUXLEY, Anatomie der Wirbelthiere. Breslau 1875.
27. JACQUEMIN, Sur la respiration des oiseaux. (Nov. act. etc. Leop. Carolin. T. XIX. 1842. p. 322.)
28. KOHLRAUSCH, De avium saccorum aeriorum utilitate. Goettingae 1832. (Ref. FROR. Not. Bd. XXXVI. Nr. 788. 1833. p. 230.)
29. LEREBOULLET, Anatomie comparée de l'appareil respiratoire dans les animaux vertébrés. Straßbourg 1838.
30. F. LUCAS, Note on the air-sacs of birds. (Ref. Neapl. Zoolog. Jahresbericht 1889.)
31. MAGNUS, Physiologisch-anatomische Studien über die Brust- und Bauchmuskeln der Vögel. (Archiv f. Anatomie u. Physiologie. 1869. p. 207.

32. Derselbe, Physiologisch-anatomische Studien über das Brustbein der Vögel etc. (Archiv f. Anatomie u. Physiologie. 1868. p. 682.)
33. E. J. Marey, Vol des oiseaux. Paris 1875.
34. Meckel, Vergleichende Anatomie. Bd. VI. Halle 1821—1833.
35. Merrem, Über Luftwerkzeuge der Vögel. Leipzig 1783.
36. Méry, Histoire de l'acad. de sci. T. I. p. 151. (cf. Sappey, p. 66.)
37. Milne Edwards, Leçons de la physiologie comparée. Bd. II. 1857.
38. Derselbe, Sur les sacs respirat. de Calao rhinoceros. (Compt. rend. Ac. Sci. Paris 1884. T. XCIX. No. 20. p. 833.)
39. Derselbe, Observations sur l'appareil respirat. de quelques oiseaux. (Ann. Scienc. Nat. Zoologie. Ser. V. T. III. 1865. p. 137.)
40. Derselbe, Note additionelle sur l'appareil respiratoire. (Ann. Scienc. Nat. Zoologie. Ser. V. T. VII. 1867. p. 12.)
41. Nitzsch, Commentationes de respiratione animalium. Wittenberg 1808.
42. Derselbe, Osteographische Beiträge zur Naturgeschichte der Vögel. Leipzig 1811.
43. Derselbe, Über die Pneumaticität und einige andere Merkwürdigkeiten des Skelettes der Kalaos. (Meckel's Archiv. 1826. p 618.)
44. Owen, The Anatomy of the Vertebrates. Vol. II. p. 216. London 1866—1868.
45. Pagenstecher, Allgemeine Zoologie. 1878. III. Theil. p. 336.
46. Perrault, Mém. de l'acad. d. science 1666. (Unzugänglich.)
47. Prechtl, Untersuchungen über den Flug der Vögel. Wien 1846.
48. H. Rathke, Über die Entwicklung der Athemwerkzeuge bei Vögeln. (Nova Acta Acad. Leop. Carol. XIV. 1828. p. 129.)
49. G. Roché, Contributions à l'étude de l'anatomie comparée des réservoirs aëriens d'origine pulmonaire chez les oiseaux. (Ann. d. Scienc. Natur. Zoolog. Ser. VII. T. XI. 1891. p. 1.)
50. Ph. C. Sappey, Recherches sur l'appareil respiratoire des oiseaux. Paris 1847.
51. Selenka, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Luftsäcke des Huhnes. (Diese Zeitschr. 1866. p. 178.)
52. Schultze, Die Lungen. (Stricker's Handbuch von den Geweben. Bd. I. Leipzig 1871.)
53. Sibson, On the mechanisme of respiration. (Philos. Transact. 1846.)
54. Strasser, Luftsäcke der Vögel. (Morphol. Jahrb. Bd. III. 1877. p. 119.)
55. De Vescovi, De novo interpretandi modo functionem aeriferarum vesicarum in avibus existentium. (Zoolog. Res. Ann. I. No. 1. p. 24; Ref. Zool. Anz. 1894. p. 284.)
56. Vrolik, Camper's u. Hunter's Gedanken über den Nutzen der Röhrenknochen bei Vögeln. (Reil's Archiv. Bd. VII. p. 468.)
57. C. Weber, Über den Bau der Lungen bei Vögeln. (Bericht der 19. Versammlung deutscher Naturforscher u. Ärzte. Braunschweig 1842.)
58. Wildermuth, Über den feineren Bau der lufthaltigen Vogelknochen.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung (alphabetisch).

A.S, abdominaler Sack;
Ax.S, axillarer Sack;
A.Z, abdominales Zwerchfell;
B.m, Brustmuskulatur;
C.Cl.S, cardialer Fortsatz des clavicularen Sackes;
Cd, Coracoid;
Cl, Clavicula;
Cl.S, clavicularer Sack;
Cv.S, cervicaler Sack;
D, Darm;
Hm, Humerus;
Hp, Hüftgelenkspfanne;
h.th.S, hinterer diaphragmatischer (thorakaler) Sack;
H.w.S, Halswirbelsäule;
Hz, Herz;
Icl, interclavicularer Theil des clavicularen Sackes;
Lb, Leber;
L.c, Musc. longissimus colli;
Lg, Lunge;
M, Magen;
Nr, Niere;
Oe, Ösophagus;
pr.S, sog. präcardialer Sack;
p.Z, pulmonales Zwerchfell;
R, Rippe;
Rm, Rückenmark;
S.it, Canales intertransversarii;
Sp, spinaler Theil des clavicularen Sackes;
Spr.S, suprarenale Parthie des abdominalen Sackes;
Sp.S, subpectoraler Sack;
St, Sternum;
T, Trachea;
v.Cv.S, vertebrale Fortsätze des clavicularen Sackes;
v.th.S, vorderer diaphragmatischer (thorakaler) Sack.

Tafel XXI und XXII.

Fig. 1. Querschnitt durch die Lungenpfeifen des Raben; Doppelinjektionspräparat. Vergr.: Seibert, Oc. I, Obj. I.

Fig. 2. Epithel der Luftsäcke der Taube, versilbert. Vergr.: Seibert, Oc. I, Obj. V.

Die folgenden Figuren sind nach Präparaten gezeichnet, in denen die Luftsäcke mit farbiger Gelatine injicirt wurden.

Fig. 3*a*. Columba livia, die Luftsäcke präparirt, von oben gesehen.

Fig. 3*b*. Columba livia, Querschnitt durch den Hals (halbschematisch nach Sappey).

Fig. 4. Corvus corone, Gefrierpräparat, Horizontalschnitt durch das distale Ende der Vertebralrippen.

Fig. 5. Garrulus glandarius, Gefrierpräparat, medianer Längsschnitt.

Fig. 6, 7, 8 u. 9. Garrulus glandarius, Gefrierpräparate:

Fig. 6. Querschnitt im Niveau des letzten Halswirbels.

Fig. 7. Querschnitt im Niveau des dritten Rückenwirbels.

Fig. 8. Querschnitt im Niveau des fünften Rückenwirbels.

Fig. 9. Querschnitt im Niveau des ersten Schwanzwirbels.

Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden.

Von

Dr. **O. vom Rath**

(Freiburg i. B.).

Mit Tafel XXIII und XXIV.

Die überraschenden Resultate, welche mit der Methylenblaumethode (EHRLICH) und dem Chromsilberverfahren (GOLGI) über den feineren Bau des Nervensystems und der Sinnesorgane bei Vertebraten und Evertebraten gewonnen wurden, bestimmten mich, diese beiden Methoden auch bei den Arthropoden zu versuchen, bei welchen diese Methoden, wenigstens was die Hautsinnesorgane und das sensible Nervensystem betrifft, noch recht wenig oder erfolglos von den Autoren in Anwendung gebracht waren. Als ich meine Untersuchungen begann, lagen, so viel mir bekannt ist, von beachtenswerthen diesbezüglichen Mittheilungen, nur einige kurze Angaben von RETZIUS vor, die aber mit meinen, mit anderen Methoden festgestellten Befunden [1], sehr wenig übereinstimmten. Dieser verdienstvolle Autor hatte bei Anwendung der Methylenblaumethode in der Haut von

[1] O. VOM RATH, 1) Beiträge zur Kenntnis der Chilognathen. Inaugural-Dissertation. Bonn 1886. — 2) Die Sinnesorgane der Antenne und der Unterlippe der Chilognathen. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXVII. 1886. — 3) Über die Hautsinnesorgane der Insekten. Vorl. Mittheil. Zool. Anz. 1887. — 4) Über die Hautsinnesorgane der Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XLVI. 1888. — 5) Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Crustaceen. Zool. Anz. 1891. — 6) Über die von C. CLAUS beschriebene Nervenendigung in den Sinneshaaren der Crustaceen. Zool. Anz. 1892. — 7) Über die Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden nach Behandlung mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode. Berichte der naturf. Gesellsch. zu Freiburg. Bd. IX. 1894. — 8) Zur Konservirungstechnik. Anz. XI. Bd. Nr. 9. 18 Anat. 95.

Astacus und Palaemon frei und verästelt auslaufende Nervenfasern gesehen, welche sämmtlichen früheren Autoren und auch mir niemals zur Anschauung gekommen sind. Ich habe nun mit den beiden neuen Methoden, bei Myriapoden, Insekten und Crustaceen Resultate erzielt und beschrieben (Nr. 7), welche mit den eben erwähnten Angaben von RETZIUS in schroffem Widerspruch standen, die sich aber mit meinen früheren Befunden recht gut vereinigen ließen. Seit dieser Publikation (Nr. 7) habe ich meine Untersuchungen mit beiden neuen Methoden fortgesetzt und gelegentlich eines längeren Aufenthaltes an der zoologischen Station in Neapel, im Frühjahr vorigen Jahres, viele Crustaceen zumal aber Palaemon mit den in Rede stehenden Methoden untersucht. Im Folgenden will ich außer meinen neuen Resultaten, auch die wichtigsten meiner früheren Angaben (Nr. 7) noch einmal besprechen, da meine Publikation in einer Zeitschrift erschien, welche nicht allen Autoren auf diesem Gebiete leicht zugänglich ist.

A. Allgemeiner Theil.

Wie ich bereits in meinen älteren Schriften hervorhob, kann bei dem meist harten Chitinpanzer der Arthropoden eine Sinneswahrnehmung (mit Ausnahme des Sehens) nur an solchen Stellen der Haut stattfinden, wo das Chitin durch einen Porenkanal durchsetzt ist, und letzterem ein mehr oder weniger stark modificirtes Haargebilde aufsitzt. Es unterscheiden sich nun typische Sinneshaare von gewöhnlichen Borsten äußerlich vielfach gar nicht und sind nur durch die zu ihnen gehörigen Sinneszellen als Sinnesorgane charakterisirt; in manchen Fällen haben allerdings die Sinneshaare eigenartige Formen, die als Kegel, Keulen, Kolben, Zapfen, Cylinder, Schläuche, Griffel, Fäden, Fiederborsten, Halbfiederborsten etc. beschrieben wurden. So verschiedenartig und vielgestaltig nun auch die Sinneshaare aussehen mögen, so sind sie doch alle durch Übergänge unter einander verbunden, und es ist oft recht schwer, aus der Bauart eines solchen Haargebildes allein auf die physiologische Bedeutung desselben einen berechtigten Schluss zu ziehen. Experimentelle Untersuchungen werden dadurch sehr erschwert, dass vielfach ganz verschiedenartige Haargebilde, aber mit der gleichen Nervenendigungsweise, direkt neben einander und auf ganz verschiedenen Theilen des Körpers desselben Thieres gefunden werden. Schon mehrfach wies ich darauf hin, dass eine genaue Kenntnis der Verbreitung der Sinneshaare und des feineren Baues der nervösen Endapparate derselben,

die nothwendige Voraussetzung für rationelle physiologische Versuche bildet.

Ich beschrieb in meinen früheren Schriften (Nr. 1—7) bei Myriapoden, Insekten, Crustaceen und Spinnen Hautsinnesorgane, die ich auf allen Theilen des Körpers beobachtete. Sinneshaare fand ich auf den Antennen (auch den zweiten Antennen der Crustaceen und ihren Schuppen); ferner auf sämmtlichen Mundwerkzeugen und deren Anhängen; ich stellte ihr Vorkommen, zumal bei den Crustaceen, auf sämmtlichen Beinpaaren fest, ferner sah ich sie bei vielen Krebsen auf den Abdominalanhängen und frei auf dem Körper stehend; bei den Insekten fand ich Sinneshaare auch auf den Abdominalgriffeln; bei den Skorpionen machte ich auf die Sinneshaare der Kämme aufmerksam. Auch bei allen Spinnen findet man bekanntlich typische Sinneshaare auf den Kiefertastern und den Beinen. Eine sehr große Verbreitung von Sinneshaaren konstatirte ich dann bei Cirripedien, z. B. Lepas, indem ich auf sämmtlichen Gliedern eine auffallend große Zahl von Haaren mit zugehörigen Sinneszellen wahrnehmen konnte (Nr. 7, Fig. 1). Als ich nun auch bei Apus und Branchipus fast unter jedem Haargebilde unverkennbare Sinneszellen auffand, kam mir mehrfach der Gedanke, dass bei einigen Arthropoden alle Haargebilde, mit Ausnahme der Drüsenhaare, einer Sinnesvermittlung dienen könnten. Bei Anwendung der Chromsilbermethode fand ich dann auch (Nr. 7), dass wenigstens bei Niphargus puteanus alle Haargebilde des gesammten Körpers innervirt waren und auch solche, bei welchen ich bei Benutzung der früheren Methoden weder zugehörige Nervenfasern noch Sinneszellen habe erkennen können. Wie wir weiter unten noch näher besprechen werden, fand ich eine Innervirung sämmtlicher Haare des Körpers auch neuerdings bei Asellus aquaticus. Da ich nun auf Grund meiner mit den beiden neuen Methoden eruirten, völlig übereinstimmenden Resultate, meine frühere Auffassung des feineren Baues des nervösen Apparates der Hautsinnesorgane, der Arthropoden in einigen Punkten modificiren musste, will ich, ehe ich zu einer speciellen Besprechung meiner neuen Ergebnisse übergehe, zuvor in Kürze wiederholen, wie ich den Bau der nervösen Endapparate in den Hautsinnesorganen der Gliederfüßler früher beschrieben habe:

»Unterhalb der Basis eines jeden einer Sinnesfunktion dienenden Sinneshaares eines Arthropoden liegt in der Mehrzahl der Fälle bald in der Hypodermis selbst, bald weiter von derselben entfernt, eine Gruppe bipolarer Sinneszellen die mit Nervenfasern direkt in Ver-

bindung stehen; diese Zellgruppen wurden von den Autoren als Ganglien bezeichnet, da dieselben aber nichts Anderes als percipirende Epithelzellen sind, schlug ich für sie den Namen »Sinneszellen« vor, ohne aber damit einen strengen physiologischen Unterschied zwischen Ganglien- und Sinneszellen behaupten zu wollen. Weniger häufig sind die Fälle, bei welchen unterhalb eines Sinneshaares nur eine, meist große, bipolare, Sinneszelle gefunden wird. Es giebt übrigens auch Übergänge zwischen diesen beiden Typen, indem manches Mal nur einige wenige Sinneszellen zu jedem Sinneshaar gehören, z. B. bei niederen Crustaceen. Die Gruppen der Sinneszellen sind oft ei- oder birnförmig, oft auch langgestreckt und bandförmig. Beiläufig möchte ich hier bemerken, dass ich bei Astacus fluviatilis und anderen Arthropoden, bei Individuen gleich nach der Häutung, die Sinneszellengruppen auffallend lang gestreckt und weit von der Hypodermis entfernt liegend gesehen habe, während ich dieselben bei Thieren derselben Species, zu anderen Zeiten, birnförmig und dicht unter den Sinneshaaren antraf. Nach der geläufigen Anschauungsweise soll der an die Sinneszellen (Ganglienzellen der Autoren) antretende, vom Centralorgan herkommende Nerv, das Ganglion seiner Länge nach durchsetzen und dann in das Sinneshaar eintreten. Ich habe mich aber in sehr vielen Fällen mit absoluter Sicherheit davon überzeugen können, dass der Nerv keineswegs durch die Gruppe der Sinneszellen hindurchtritt und die Sinneszellen etwa wie die Beeren einer Traube den Nervenfibrillen ansitzen, der Nerv fasert sich vielmehr unterhalb der Sinneszellen auf und giebt an jede Sinneszelle eine Faser ab; am vorderen distalen Theile der Sinneszellengruppen sah ich dann deutlich wie die protoplasmatischen Fortsätze der einzelnen Sinneszellen sich zu einem feinstreifigen Bündel, einem »Terminalstrang« zusammenlegen, welcher seinerseits in das Haar eintritt und seine streifige Natur bis zur Spitze des Haares deutlich erkennen lässt. Der Inhalt des Sinneshaares besteht demgemäß nicht eigentlich aus einem Nerven, sondern aus den vereinigten Fortsätzen sensibler Epithelzellen. Außer dem Terminalstrang wird das Lumen der Sinneshaare noch von Fortsätzen einiger Hypodermiszellen, den Matrixzellen des Haares, ausgefüllt. Jede Gruppe von Sinneszellen ist mit einer bindegewebigen Hülle umkleidet, die aus flachen Zellen mit abgeplatteten Kernen besteht; in gleicher Weise ist der distale Fortsatz (Plasmafortsatz) und der proximale (nervöse Fortsatz) von solchen flachen Zellen umhüllt; es sind Neurilemmzellen. Wenn nun die Gruppen der Sinneszellen in

größerer Zahl neben einander liegen und eine Strecke weit von der Hypodermis und den Sinneshaaren entfernt sind, wie es bei den Crustaceen sehr häufig der Fall ist, findet man zwischen den Terminalsträngen dunkel tingirte Kerne, welche langgestreckten Hypodermiszellen angehören. Diese letzteren Zellen haben einige Autoren zu der unrichtigen Auffassung von zwei hinter einander liegenden Gruppen von Ganglienzellen verführt, in Wirklichkeit findet man aber stets nur eine Gruppe von Sinneszellen, und die zwischen dieser Gruppe und dem Sinneshaar gelegenen Zellen sind nichts Anderes als gewöhnliche Hypodermiszellen (Stützzellen).«

Diese früher eingehend beschriebenen Befunde habe ich seither bei Anwendung besserer Methoden stets nur bestätigen können; auch die Arachnoideen, die ich nur beiläufig untersucht hatte, habe ich inzwischen auf ihre Hautsinnesorgane genauer geprüft und gefunden, dass bei allen Spinnenthieren, trotz einer großen Mannigfaltigkeit im Bau der verschiedenen Sinneshaare, der nervöse Endapparat ebenfalls überall der gleiche ist und mit den von mir für Myriapoden, Insekten und Crustaceen beschriebenen Befunden auf das genaueste übereinstimmt. Ein direkter Zusammenhang von sensiblen Epithelzellen (Sinneszellen) mit Nervenfasern war somit für sämmtliche Klassen der Arthropoden nachgewiesen.

In schroffem Gegensatz zu diesen Befunden standen nun die mit der Methylenblaumethode bei Crustaceen eruirten Resultate von Retzius.

Bei Anwendung der Methylenblaufärbung fand Retzius in der Haut von Palaemon, bei Thieren kurz nach der Häutung, Nervenfasern, die sich in wahrhaft erstaunenswerther Menge verzweigten. »Im Telson und in den Seitenlappen der Schwanzflosse sieht man vom Schwanzganglion große Nervenzweige austreten, welche größtentheils nach den hinteren und den seitlichen Rändern ziehen, um sich in einzelne Bündel oder einzelne Fasern zu verzweigen, an welchen hier und da längliche Kerne zu unterscheiden sind. Wenn diese Nervenfasern sich den Rändern genähert haben, lösen sie sich büschelförmig auf, um mit feinen, perlschnurähnlichen Ästchen das anliegende Gewebe zu durchspinnen, in der Epidermislage sich zu verzweigen und dann nach den zahlreichen Randborsten zu ziehen. Hier bleiben sie aber nicht an der Basis der Borsten, sondern dringen in die Anhänge hinein und durchziehen unter reichlicher Verzweigung die weiche Substanz derselben bis an das Ende dieser Substanz.

In dieser Weise ist jeder Anhang von feinen Nervenfäserchen durchsponnen. Jede Borste der Lappen der Schwanzflosse ist offenbar ein sensibles, Nervenfäserchen enthaltendes Organ. Und ein gleiches Verhalten findet sich überall am Körper. Die zahlreichen borstenartigen Anhänge enthalten in ihrem Inneren feine Nervenfäserchen und sind offenbar sensible Organe. Periphere Ganglienzellen sind nicht vorhanden, die im Verlauf der Nervenfasern vorkommenden Kerne gehören den Scheiden dieser Fasern an.

In die Antennen, sowohl die längeren wie die kürzeren, treten bekanntlich recht große Nervenbündel ein. Es verhalten die Nervenfasern sich dort in ganz ähnlicher Weise. Jede Nervenfaser trägt in gewissen Entfernungen ovale Kerne und sendet hier und da feine Seitenzweige ab, welche sich in feine Ästchen auflösen, wonach die Hauptfaser selbst in Büschel feiner Ästchen zerfällt, welche sich an die Epidermis anlegen und in ihr endigen. Besondere Endorgane sind nicht vorhanden, eben so wenig periphere Ganglienzellen; die Kerne gehören hier, wie sonst bei den sensiblen Nervenfasern, welche nach den Endigungen ziehen, nur den Scheiden an.

Zum Gehörorgan zweigen sich von dem Nervenast der Antennula Fasern ab, welche sich unter der Gehörgrube nach einer kernhaltigen, spindelförmigen Anschwellung in einer chromatophorenreichen Zellenschicht in feine Faserbüschel auflösen; ihre Endigung in den Hörborsten konnte ich leider nicht beobachten.« (Retzius, Biologische Untersuchungen, Neue Folge I, Stockholm 1890.)

Die wichtigsten hierhergehörigen Abbildungen befinden sich auf Tafel XIV, Fig. 4 und Fig. 5. Ferner hat Retzius auf Tafel XIII, Fig. 12 Endigungen sensitorischer Nervenfasern in der Epidermis von Palaemon squilla am Thorax abgebildet; bei c) sehen wir feinste Verästelungen der Nervenfäserchen zwischen den Zellen der Epidermis. Ich mache des Weiteren noch auf Fig. 13 der Tafel XIII aufmerksam, welche eine gelbe Pigmentzelle darstellt, deren Äste von perlschnurartigen Nervenfäserchen umsponnen sind.

In einer anderen Arbeit hat nun Retzius seine Ansicht über die Hautsinnesorgane der Crustaceen einigermaßen modificirt, und ich will die betreffende Stelle ebenfalls zur Vermeidung von Missverständnissen wörtlich citiren:

»Bei Insekten und Crustaceen sind schon längst von Leydig u. A. gewisse Sinneszellen im oder dicht unter dem Körperepithel beschrieben worden, welche viele Ähnlichkeit mit denjenigen der Polychäten und Mollusken darbieten. Bei den Crustaceen (Palaemon)

sah ich indessen in Präparaten, die mit Methylenblau gefärbt waren, die peripherischen Enden der in der Hautschicht endigenden Nervenfasern reichlich verästelt (Biol. Unt., N. F. I, 1); es ist nun möglich, dass die an diesen Fasern von mir dicht vor ihrer Endverzweigung beobachteten Kerne, welche ich als Scheidenkerne gedeutet habe, in der That die gesuchten sensiblen Nervenzellen sind. Bei den Crustaceen wie bei den Articulaten im Allgemeinen, ist unsere Kenntnis vom sensiblen Nervensystem sehr mangelhaft. Hier müssen neue Untersuchungen vorgenommen werden, welche diese große Lücke ausfüllen. Gerade bei diesen Thieren ist wohl das Übergangsstadium zwischen den Verhältnissen bei den Würmern (und Mollusken) einerseits und den Wirbelthieren andererseits zu suchen. Die von mir mit der Chromsilbermethode gemachten Versuche, diese Frage zu ermitteln, scheiterten leider bis jetzt; man muss, um auf diesem Gebiete Erfolge zu gewinnen, die verschiedensten Repräsentanten der fraglichen Thiere zur Verfügung haben.« (Biol. Unters. von G. Retzius, N. F. IV, 1892, p. 52.)

Die erste oben citirte Angabe von Retzius über die Hautsinnesorgane von Palaemon musste mich sehr befremden, da bei diesem Krebse unterhalb der Sinneshaare keine Sinneszellen liegen und die Nervenfasern sich in einiger Entfernung unterhalb der Haare sich verästeln sollen, ja in den Sinneshaaren selbst hat dieser Autor noch feine Verästelungen erkennen können. Ich selbst hatte bereits 1888 in Neapel Palaemon mit den damals üblichen Methoden und auch mit Osmiumgemischen auf die Hautsinnesorgane untersucht und unter der Basis der Sinneshaare sehr deutlich Sinneszellengruppen wahrnehmen können, deren einzelne Zellen ihre distalen Fortsätze in die Haare schickten. Wenn ich nun auch keinen Augenblick an der Richtigkeit meiner älteren Befunde zweifelte, schien es mir immerhin möglich, dass außer diesen Nervenfasern, die direkt mit terminalen Sinneszellen in Verbindung stehen, noch frei und womöglich verästelt auslaufende Fasern vorhanden sein könnten, die nur bei Anwendung der beiden neuen Methoden zur Anschauung kommen. Zwei Formen von Nervenendigungen, und zwar solche mit terminalen Sinneszellen und mit frei und verzweigt auslaufenden Endfasern, sind bekanntlich sowohl bei Vertebraten als Evertebraten, beispielsweise in der Haut von Lumbricus, festgestellt worden. Als nun Retzius in seiner zweiten Mittheilung die Möglichkeit betonte, dass die früher von ihm als Scheidenkerne der Nerven gedeuteten Kerne, die Kerne der gesuchten Sinneszellen sein könnten, traf dieser Autor (wie ich Nr. 7 bemerkte)

vollkommen das Rechte. Ich wies in der citirten Arbeit mit Nachdruck darauf hin, dass es bei der Anwendung der Methylenblau- und Chromsilbermethode unbedingt nothwendig ist, dasselbe Objekt nebenher mit bewährten anderen Methoden zu untersuchen. Beide neuen Methoden sind bekanntlich recht launisch, und es werden meist nur eine oder einige wenige Zellen aus jeder Sinneszellengruppe gefärbt oder imprägnirt; ferner ist von einem Erkennen der feineren Struktur der Zellen und ihrer Fortsätze sowie der Kerne meist so gut wie gar keine Rede. Ich empfahl für Kontrollpräparate meine Pikrinessig-osmiumsäure und meine Mischung von Pikrinessig mit Platinchlorid-osmiumsäure (cf. Anatom. Anz. XI. Bd. Nr. 9, 1895).

Im Großen und Ganzen waren meine bereits früher publicirten wie neu eruirten Resultate bei der Anwendung der beiden neuen Verfahren völlig übereinstimmend und standen in direktem Gegensatz zu den Angaben von RETZIUS[1]. Da ich für meine erste Publikation (Nr. 7) bei Palaemon die Methylenblau- und Chromsilbermethode nicht in Anwendung bringen konnte, weil mir kein lebendes Material zur Verfügung stand, wählte ich Arthropoden des süßen Wassers und Thiere, die auf dem Lande leben, aus. Aus dem bereits auf p. 500 erwähnten Grunde wiederhole ich im Folgenden einige meiner früheren Angaben und bespreche meine alten wie neuen Resultate neben einander.

Bei den Myriapoden, Insekten und Spinnen habe ich nur die Chromsilbermethode, bei den Crustaceen dagegen bei einigen Species sowohl die Chromsilber- als die Methylenblaumethode neben einander in Anwendung gebracht. Mit Vorliebe habe ich solche Untersuchungsobjekte ausgewählt, welche ich bereits früher mit anderen bewährten Methoden auf ihre Hautsinnesorgane hin studirt hatte. In einigen Fällen habe ich des besseren Verständnisses halber kombinirte Bilder gegeben, indem ich in die Abbildung eines nach einer einfachen Methode hergestellten Schnittes eine gut mit Chromsilber imprägnirte Stelle eines anderen Präparates bei gleicher Vergrößerung einzeichnete. Da ich bei verschiedenen Objekten gleichzeitig mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode völlig übereinstimmende Resultate erzielte, zog ich es vor, die mit der Chromsilbermethode hergestellten Dauerpräparate abzubilden, meine Methylenblaupräparate aber nur des Vergleiches halber nach dem lebenden Objekte

---

[1] Eine neue Arbeit von RETZIUS soll auf p. 534—538 dieser Schrift besprochen werden.

sofort schnell zu skizziren, und ich habe hier überhaupt keine mit der Methylenblaumethode hergestellte Präparate abgebildet.

Was die Technik angeht, so will ich bei der Besprechung der einzelnen Untersuchungsobjekte angeben, was mir besonders vortheilhaft erschien. Die Chromsilbermethode habe ich stets in der von RAMON Y CAJAL empfohlenen Modifikation in Anwendung gebracht und im Gegensatz zu den übrigen Autoren auch nach Paraffineinbettung gute Schnittpräparate angefertigt (cf. Nr. 7). Beiläufig möchte ich hier daran erinnern, dass es bei den Arthropoden im Allgemeinen schon schwierig genug ist mit den älteren Methoden gute Präparate herzustellen, da die Konservirungs- und Färbungsflüssigkeiten meist recht langsam in die Gewebe eindringen und das harte Chitin dem Mikrotommesser obendrein einen bedenklichen Widerstand entgegensetzt. Da nun aber die Chromsilbermethode überhaupt sehr launisch ist, so ist es keineswegs zu verwundern, dass man so viele Misserfolge erhält. Merkwürdigerweise habe ich neuerdings bei manchen Objekten, bei welchen ich früher nur ungünstige Resultate hatte, plötzlich recht brauchbare Präparate bekommen, ohne wissentlich die Methode geändert zu haben. Es ist wohl möglich, dass die biologischen Verhältnisse der untersuchten Thiere da auch eine gewisse Rolle mitspielen.

B. Specieller Theil.

Im Folgenden sollen zuerst meine bei Hexapoden, Myriapoden und Arachnoideen und schließlich die bei Crustaceen mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode eruirten Befunde besprochen werden.

Hexapoda[1]. Bereits in meinem früheren Aufsatze (Nr. 7) betonte ich, dass ich mit der Chromsilbermethode über das sensible Nervensystem der Insekten hauptsächlich in den Antennen und Palpen

---

[1] In wie weit RINA MONTI (Ricerche microscopiche sul sistema nervoso degli insetti. Bollet. scientif. No. 4. 1893—1894) und EMIL HOLMGREN (Studier öfver hudens och koertelart. hudorg. morfologi hos skand. makrolepidopterlarver. K. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar. Bd. XXVII. Nr. 4. 1895) bei ihren Untersuchungen über Insekten, die mit der Methylenblaumethode ausgeführt wurden, ähnliche Resultate feststellten, wie ich sie Nr. 7, 1894, beschrieb, kann ich nicht entscheiden, da mir die Arbeit des erstgenannten Forschers nicht zugänglich war, die des zweiten aber leider unverständlich blieb, da ich der Sprache des Autors nicht mächtig bin. Aus den Abbildungen von E. HOLMGREN möchte ich wohl auf eine Übereinstimmung unserer Befunde schließen.

ausgewachsener Thiere gute Resultate erzielte, während mir Larven fast nie ein gut imprägnirtes Präparat lieferten. Die Antennen von Hymenopteren habe ich mit besonderer Sorgfalt und auch mit gutem Erfolge mit der Chromsilbermethode behandelt, und auf Schnitten selbst nach Paraffineinbettung bei Vespa, Bombus, Ichneumon, Antophora, Eucera, Formica u. A. recht überzeugende Präparate sowohl von den sensiblen als auch motorischen Nervenendigungen herstellen können. Von einer Verzweigung des distalen Fortsatzes einer Sinneszelle war nie eine Andeutung vorhanden, vielmehr konnte ich häufig genug die unverzweigten Fortsätze bis in die Haarspitzen verfolgen, dagegen liefen die proximalen Fortsätze nach ihrem Eintreten in das Centralorgan stets frei und verästelt aus, nachdem zuvor eine dichotomische Theilung eingetreten war. In meiner früheren Arbeit (Nr. 7) habe ich in Fig. 7 eine zu einem Kegel der Antenne von Vespa crabro und in Fig. 6 eine zu einem Membrankanal der Antenne von Ichneumon gehörige Nervenendigung abgebildet. In Fig. 1 der vorliegenden Arbeit habe ich nun (mit Benutzung einer älteren Abbildung) die Spitze einer Maxillarpalpe von Locusta viridissima mit gut imprägnirten Nervenendigungen dargestellt und in Fig. 2 die Spitze einer Labialpalpe von Machilis polypoda nach einem dicken Schnitte gezeichnet. Letztere Figur bitte ich mit einer bereits vor vielen Jahren von mir abgebildeten, und nach einem mit einer einfachen Methode hergestellten Schnitte vergleichen zu wollen (Nr. 4, Taf. XXX, Fig. 3*a*). Bei Insekten gelingt es fast nie den gesammten Verlauf des distalen und proximalen Fortsatzes einer Sinneszelle bis ins Centralorgan hinein zu verfolgen. Eine Verzweigung der distalen Fortsätze der Sinneszellen findet nicht statt, und ich sah nie freie und verzweigte Nervenendigungen in der Hypodermis.

Myriapoden. Bei den Tausendfüßlern hatte ich bereits vor längerer Zeit mit der Chromsilbermethode Resultate, die ich schon in Kürze (Nr. 7) besprochen habe. Bei den Diplopoden waren es in erster Linie die Antennen, aber auch die Unterlippen, welche mir schön imprägnirte Präparate der sensiblen Nerven lieferten; bei den Chilopoden hatte ich häufiger in den Beinpaaren, seltener in den Antennen gut imprägnirte Stellen vor Augen. In meiner früheren Arbeit (Nr. 7) habe ich die Spitze eines Beines von einem Lithobius abgebildet, welches gut imprägnirt war (Fig. 8). In der vorliegenden Schrift habe ich mehrere auf Diplopoden bezügliche neue Zeichnungen gegeben. In Fig. 3 sehen wir einen Schnitt durch die Antennenspitze von Glomeris marginata, der nach einer älteren Me-

thode hergestellt war. Ich habe in die Abbildung einige gut mit Chromsilber imprägnirte Nervenfasern einer anderen Schnittserie bei gleicher Vergrößerung eingetragen. Fig. 4 stellt die Antennenspitze von Polydesmus complanatus nach einem imprägnirten Totopräparat dar. Fig. 5 bezieht sich auf eine Unterlippe (Gnathochilarium) von Iulus terrestris und ist nach verschiedenen Schnittserien kombinirt und etwas schematisirt. Es gelang mir ebenfalls mehrfach bei den Unterlippen von Iuliden, Polydesmiden und Glomeriden das Eintreten der proximalen Fortsätze der Sinneszellen der auf den Laden stehenden Sinneskegel bis in das untere Schlundganglion hinein zu verfolgen und mich davon zu überzeugen, dass nach T-förmiger Theilung der Nervenfaser eine freie Verzweigung stattfand, während die distalen Fortsätze stets unverzweigt wie auch in den Antennen in die Sinneskegel eintraten (Fig. 5). Freie und verzweigte Nervenendigungen in der Hypodermis sind mir nie bei Myriapoden zur Anschauung gekommen, obschon ich absichtlich viele Variationen des Verfahrens bei denselben Objekten in Anwendung gebracht habe. Bei Iuliden hatte ich auch befriedigende Resultate in den Antennenspitzen und neuerdings eben so bei einigen Antennen von Chilopoden und zwar bei Geophilus, Cryptops und Scolopendra. Ich behalte es mir vor, demnächst auf die Sinnesorgane und Nervenendigungen der Chilopoden sowie der Spinnen noch einmal eingehender zurückzukommen. Die Chromsilbermethode ist, so viel ich weiß, bis jetzt von keinem Forscher bei Myriapoden mit Erfolg in Anwendung gebracht worden.

Arachnoideen. Bei den Spinnenthieren habe ich trotz vieler Versuche nur in wenigen Fällen mit der Chromsilbermethode ein gutes Resultat erzielt und zwar nur in den Kiefertastern und Beinen. Bei den Skorpionen, die ich in Lugano und auf Capri in großer Zahl erbeutete, untersuchte ich die Sinnesorgane der Kämme, auf welche ich bereits früher (Nr. 4) hingewiesen hatte. In einem Falle sah ich bei Anwendung der Chromsilbermethode eine gut imprägnirte Sinneszelle (Sinnesnervenzelle) mit dem zum Sinneshaar gehenden unverzweigten distalen Fortsatz, aber nur einen Theil des proximalen Fortsatzes. Bei Anwendung anderer Methoden und zumal den Osmiumgemischen erkennt man übrigens deutlich, dass zu den überaus zahlreichen Sinneshaaren stets eine Gruppe von Sinneszellen gehört. Bei den Pseudoskorpionen, die ich häufig unter der Rinde von Platanenbäumen antraf, habe ich, z. B. bei Chernes, mehrfach mit der Chromsilbermethode eine leidliche Imprägnirung in den Beinen und

den Kiefertastern zur Anschauung bekommen. Bei den Araneiden gelangen mir einige wenige Präparate von den Beinen und ebenfalls von den Kiefertastern eines männlichen Exemplares von Epeira diadema. Bei den Afterspinnen sah ich einmal ein gut imprägnirtes Bein von Phalangium opilio. Sämmtliche Befunde stimmten nun darin überein, dass die distalen Fortsätze der Sinneszellen, von denen beinahe immer nur eine aus jeder Gruppe imprägnirt war, stets unverzweigt zu den Sinneshaaren verliefen. Die Sinneshaare selbst sind bei den Spinnenthieren überaus verschiedenartig gestaltet, und ich gedenke demnächst die Hautsinnesorgane der Arachnoideen zum Gegenstand einer speciellen Besprechung zu machen und an der Hand von Abbildungen zu erläutern. Beiläufig will ich bemerken, dass man auch mit den früher üblichen Methoden, selbst mit den vielbewährten Osmiumgemischen, durchgängig bei den Arachnoideen lange nicht so häufig völlig befriedigende Schnittpräparate herstellen kann, wie bei den übrigen Arthropoden. So viel mir bekannt ist, hat die Chromsilbermethode früheren Autoren bei Arachnoideen noch keine Resultate gegeben, so dass die wenigen von mir kurz beschriebenen Befunde immerhin von einer gewissen Wichtigkeit sind.

Crustaceen. Den Untersuchungen bei Krebsen habe ich wegen der mich sehr befremdenden Angaben von RETZIUS besondere Sorgfalt gewidmet und möglichst viele Formen studirt. Schon früher hatte ich (Zool. Anz. Nr. 365—366, 1891) die Methylenblaufärbung bei kleinen Crustaceen zu einem anderen Zwecke in Anwendung gebracht und auch auf andere Weise. Ich legte damals die lebenden Thiere, z. B. Asellus, Gammarus u. a., für mehrere Tage in eine schwache Methylenblaulösung, die mit Kochsalzwasser hergestellt war, um festzustellen, ob die Farbe in die mit einer Membran versehenen Sinnesschläuche (Geschmacksorgane?)[1] der kleinen Antennen

[1] Ob man die Sinneskegel oder Sinnesschläuche der kleinen (inneren) Antennen der Crustaceen als Geruchs- oder als Geschmacksorgane bezeichnen soll, ist schwer zu entscheiden. Ich habe mich früher (Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Crustaceen, Zool. Anz. 1891) in folgender Weise über die physiologische Deutung der Hautsinnesorgane der Crustaceen ausgesprochen: »Es empfiehlt sich die Sinnesempfindungen durch ihre physikalischen oder chemischen Ursachen zu definiren. Das Percipiren eines im Auge entstehenden Bildes nennen wir das Gesicht, das Percipiren von Schallwellen das Gehör, das Percipiren der verschiedenen Arten des Druckwiderstandes und mancher anderer mechanischer Einwirkungen die Tastempfindung. Ob man bei im Wasser lebenden Crustaceen das Percipiren in Wasser gelöster chemischer Substanzen

eindringen würde, und ich konstatirte dann auch, dass die Farbe wirklich, wenn auch langsam, von der Spitze der Sinnesschläuche

---

als Geruch oder Geschmack bezeichnen will, erscheint willkürlich; es giebt bei Crustaceen keine in der Mundhöhle gelegenen Sinnesorgane, welche man ihrer Lage nach als Geschmacksorgane erklären könnte, und die außerhalb der Mundhöhle (auf den Antennen) gelegenen Sinnesorgane, welche zur Perception in Wasser gelöster chemischer Substanzen geeignet sind, können eben so gut zum Aufspüren und Schmecken der Nahrung, als zur Perception irgend welcher anderer auf chemischer Einwirkung beruhender Reize dienen. Ich sehe also keinen Grund bei den im Wasser lebenden Crustaceen zwischen Geschmack und Geruch zu unterscheiden. Es ist um so bedenklicher bei den Krebsen die dem Menschen bekannten Sinnesempfindungen wiederfinden zu wollen, als der Bau der Sinnesorgane in den beiden Fällen ein von Grund aus verschiedener ist, und auch die biologischen Zwecke, für welche die Sinnesorgane dienen sollen, nur bis zu einem gewissen Grade zusammenfallen. Es ist sehr wohl möglich, dass die Crustaceen Sinneswahrnehmungen haben, welche uns gänzlich unbekannt sind, zum Beispiel eine Empfindung, welche sich auf den Sauerstoffgehalt des Wassers bezieht. Ganz sicher ist es, dass der Grad der Feinheit sowohl als auch der Umfang, das heißt die Grenzen innerhalb deren bei den einzelnen Sinnen Wahrnehmungen möglich sind, bei den verschiedenen Thieren außerordentlich wechselt. Das Auge eines Raubvogels und das Geruchsorgan eines Hundes übertreffen die bezüglichen Sinnesorgane des Menschen weitaus an Feinheit der Empfindung. Es ist bekannt, dass manche Insekten Lichtstrahlen und Schallwellen wahrnehmen, welche für unsere Sinnesorgane wirkungslos sind.

Zunächst wollen wir die Frage erörtern, in wie weit man aus der morphologischen Beschaffenheit der Sinnesorgane einen Schluss auf die physiologische Leistung der Sinne ziehen kann. Der nervöse Endapparat ist bei den verschiedenen Sinnesorganen so gleichartig gebaut, dass er in dieser Hinsicht, wie mir scheint, nicht verwerthet werden kann; es kommt also in erster Linie die Form und Einlenkungsweise der Haare, sowie deren Zahl und Stellung in Betracht. Diejenigen Haargebilde, welche nicht spitz auslaufen und an ihrem distalen, meist blasseren und zartwandigen Ende, wie die oben mitgetheilten Versuche zeigen, das Eindringen in Wasser gelöster chemischer Substanzen gestatten, wird man von vorn herein mit einiger Wahrscheinlichkeit für Geruchs- oder Geschmacksorgane erklären. Diejenigen Fiederhaare, welche einer ungemein feinen Kuppelmembran aufsitzen, und bei welchen also das Haar sehr schwingungsfähig wird, werden als Gehörorgane angesehen. Diejenigen Sinneshaare, welche vermuthlich weder dem Geruch noch dem Gehör dienen, werden als Tastborsten bezeichnet. Mit dieser Unterscheidung soll aber keineswegs behauptet werden, dass sich die genannten Funktionen scharf gegen einander abgrenzen und, dass nicht etwa dasselbe Haargebilde mehreren der genannten Funktionen gleichzeitig dienen könne.

Alle die Sinneshaare, die man nicht als Riech- oder Hörhaare aufzufassen geneigt ist, werden schlechthin als Tastorgane bezeichnet. Hierhin gehören gewisse Sinneshaare der ersten Antenne, die meisten Sinneshaare auf der zweiten Antenne und deren Schuppe; ferner alle Sinneshaare der Mundwerk-

eindrang und den Inhalt dieser Sinnesapparate blau färbte. Die von den Autoren vielfach diskutirte und in sehr verschiedener Weise beantwortete Frage, ob die Sinneskegel und andere Sinneshaare bei den Arthropoden an der Spitze geöffnet oder durch eine mehr oder weniger zarte Membran geschlossen sind, scheint mir nicht von so hervorragender Wichtigkeit zu sein. Die Hauptfrage ist doch wohl die, ob in den Fällen, in welchen die Sinneshaare thatsächlich deutliche Membranen zeigen, die Möglichkeit vorhanden ist, dass Gase (für eine Geruchsempfindung) oder in Flüssigkeit gelöste chemische Substanzen (für eine Geschmacksempfindung) durch die Membranen durchdringen können. Auch bei der Anwendung der Chromsilbermethode kann man sich mit Leichtigkeit davon überzeugen, dass bei vielen Objekten die Flüssigkeiten direkt durch die Sinneskegel in die Antennen eintreten, z. B. sehr schön bei den Fühlern der Diplopoden, bei welchen die Antennenspitzen mit einer gewissen Regelmäßigkeit imprägnirte Fasern zeigen, während in den proximalen Theilen derselben, auch wenn man vom Kopfe abgetrennte Antennen in die Flüssigkeiten bringt, nur selten gute Imprägnirungen gesehen werden.

Meine neuen Versuche mit der Methylenblaumethode wurden nun durch Einspritzen der Farbe hergestellt und zwar bei Astacus in folgender Weise:

Mit einer feinen Spritze injicirte ich die lebenden Thiere, theils in der Kopfgegend, theils in der Umgebung der Mundwerkzeuge, ferner am Postabdomen dicht zwischen den Abdominalbeinen und am Telson. Die besten Resultate hatte ich, wenn ich jedes der Versuchsthiere in verschiedenen Intervallen und an verschiedenen Stellen des Körpers am Nachmittag und Abend injicirte, die Thiere wieder ins Aquarium brachte und dann am folgenden Tage untersuchte. Meist injicirte ich meine Versuchsthiere am andern Morgen noch einmal und fand dann nach einigen Stunden stets einige guttingirte Stellen, bei welchen die Nervenfasern und Sinneszellen in

---

zeuge, Beine und Schwanzanhänge und schließlich die frei auf den Segmenten stehenden Sinnesborsten. Eben so wie die Gestalt und Anordnung dieser als Tastorgane bezeichneten Sinneshaare bei den Familien und Species die größte Mannigfaltigkeit zeigen, und nicht selten bei einem Thiere auf einem bestimmten Körpertheile mehrere ganz verschieden gestaltete Tasthaare neben einander stehen, eben so wird man in den Leistungen dieser Haargebilde einen Unterschied machen müssen und außer gröberen und feineren Tastempfindungen eine große Zahl der verschiedenartigsten Nuançen, die sich allerdings unserer Wahrnehmung entziehen, annehmen dürfen.«

nur gewünschter Schönheit tiefblau gefärbt erschienen. Besonders gute Bilder erhielt ich von den Abdominalbeinen und Schwanzplatten. Aus jeder Gruppe von Sinneszellen hatte sich meist nur eine Sinneszelle gefärbt, ich sah aber auch mehrfach zwei, drei oder mehr gefärbte Sinneszellen dicht neben einander; von einer Verzweigung des distalen Fortsatzes war bei keinem meiner in großer Zahl hergestellten Präparate eine Spur zu erkennen, vielmehr traten mit großer Deutlichkeit die gefärbten distalen Fortsätze gänzlich unverzweigt in die Sinneshaare ein. Die proximalen Fortsätze waren häufig für eine gute Strecke nach dem Centralorgan hin zu verfolgen, doch konnte ich ihre Endigungsweise im Centralorgan nie mit genügender Sicherheit feststellen (cf. Nr. 7).

Mit der GOLGI'schen Methode habe ich gleichzeitig eine große Zahl von Astacus-Individuen und zwar große wie kleine und auch eben ausgeschlüpfte Exemplare untersucht und nach sehr vielen Misserfolgen hin und wieder gut imprägnirte Nervenfasern in den kleinen Antennen, den Oberkiefertastern, den Maxillen und Hilfskiefern zumal aber den palpenförmigen Anhängen der Hilfskiefer sowie den Abdominalbeinen und den Schwanzplatten gesehen. In meiner früheren Mittheilung habe ich einige solcher auf Astacus bezüglichen Abbildungen gegeben (Nr. 7, Taf. II, Fig. 4 u. 5). Neuerdings habe ich bei jungen Thieren, die eben die Eischale abgestreift hatten, ganz vorzügliche Resultate erzielt, während ich früher bei Larven nur Misserfolge hatte. Besonders schön sah ich die Endverzweigungen der proximalen Fortsätze der Sinneszellen im letzten Abdominalganglion, und ich konnte mich mehrfach davon überzeugen, dass der proximale Fortsatz niemals direkt an eine Ganglienzelle antritt, vielmehr nach **T**-förmiger Theilung und feiner Verästelung stets frei endigt.

Anfangs hatte ich Astacus hauptsächlich mit der Schnittmethode nach Paraffineinbettung untersucht, und so ist es wohl möglich, dass die große Zahl meiner Misserfolge in einem zu langen Verweilen in Alkohol, Xylol oder Paraffin ihren Grund haben. Als ich aber mehrfach gut imprägnirte Fasern bei durchsichtigen Stücken, z. B. in den Palpen der Hilfskiefer, den Spitzen der Abdominalbeine und im Telson erblickte, habe ich weiterhin nur solche Thiere, die gute Resultate versprechen konnten, geschnitten. Ich war übrigens nicht wenig überrascht, als ich bei ganz alten Exemplaren mit dickem Chitin ganz prachtvolle Imprägnirungen in den kleinen Antennen gewahrte; durch das Chitin schimmerten die schwarzen Fasern mit überraschender Klarheit hindurch und unter den Sinnesschläuchen sah ich sehr

häufig den gesammten Verlauf des nervösen Endapparates. Ich konstatirte mit absoluter Sicherheit, dass von den Sinneszellen die distalen Fortsätze in keinem Falle verzweigt waren, vielmehr gingen diese Fortsätze ziemlich gerade bis zur Kegelspitze. Die schönsten Bilder erhielt ich übrigens bei den durchsichtigen Palpen der Hilfskiefer und den Sinneshaaren des Telson. Von gut imprägnirten Präparaten sind mir leider viele im Kanadabalsam völlig undurchsichtig geworden, während andere sich jahrelang ganz vorzüglich gehalten haben. Ich war fernerhin nicht wenig überrascht, als ich bei Schnitten durch die überaus harten Taster der Mandibeln in einigen Fällen ganz wunderbare Imprägnirungen sah, so dass einzelne Nervenfasern durch die ganzen Taster hindurch deutlich zu verfolgen waren (Nr. 7, Fig. 4). Ich möchte hier wiederholen, dass ich in meinen auf Astacus bezüglichen Abbildungen (Fig. 4 und 5) des besseren Verständnisses und der Einfachheit halber kombinirte Bilder gegeben habe, indem ich zuerst einen gut gelungenen, nach einer der gewöhnlichen Methoden hergestellten Schnitt mit dem Zeichenapparat mit größter Sorgfalt wiedergab, und dann einige gut imprägnirte Fasern anderer Präparate, oft ganzer Serien, bei derselben Vergrößerung einzeichnete. Dies Verfahren ist um so mehr berechtigt, als in den meisten Fällen, in welchen überhaupt einzelne Fasern imprägnirt waren, nebenan die Gruppen der Sinneszellen oder doch wenigstens die Kontouren der die Gruppen umhüllenden Scheiden sehr deutlich zu erkennen waren. Das gleiche Verfahren habe ich in Fig. 11 befolgt. Auch in den zahlreichen Fällen, in welchen überhaupt keine Imprägnirungen gelungen waren, konnte ich den gesammten histologischen Bau der Sinneszellengruppen, der Hypodermiszellen etc. mit völlig befriedigender Sicherheit, vermuthlich durch die Einwirkung der Osmiumsäure, wahrnehmen.

Ein ganz wunderbares Objekt fand ich nun in unserem blinden völlig durchsichtigen Niphargus (Gammarus) puteanus, nachdem ich lange nach geeigneten Objekten gefahndet hatte, welche ein Schneiden nicht erfordern. Ich habe meine bei diesem Thiere gewonnenen Resultate bereits eingehend beschrieben (Nr. 7), und einige Abbildungen gegeben (l. c. Fig. 9, 10, 11 u. 12). In der vorliegenden Arbeit habe ich von demselben Objekte einige neue Figuren zur Darstellung gebracht (Fig. 7 u. 8).

Bei meinem Niphargus-Material, welches ich vielfach mit kleinen Abweichungen der Golgi'schen Methode bearbeitete, hat mir keine Modifikation mehr geleistet, als das von Ramon y Cajal empfohlene

Verfahren. Ich brachte die in der Größe sehr verschiedenen Thiere in eine Mischung von 1% Osmiumsäure und 3,5% Kali bichr. und zwar wurde von der ersten Lösung 1 Theil, von der zweiten 4 Theile genommen. Durchgängig habe ich die besten Erfolge gehabt, wenn ich am zweiten Tage die eingelegten Thiere in mehrere Stücke zerschnitt und in eine neue Mischung brachte und dann am dritten Tage diese Stücke für 48 Stunden in die Silberlösung (Argent. nitr. 1,5) einlegte. Der Silberlösung wurde auf 200 Gramm 1 Tropfen Ameisensäure zugesetzt, wodurch die störenden Niederschläge von Chromsilber bekanntlich vermindert werden sollen. Die Schnittmethode habe ich eigentlich nur zum Studium des Centralnervensystems in Anwendung gebracht und zumal vom Bauchmark gute Bilder erhalten, im Übrigen habe ich gut imprägnirte Antennen, Mundwerkzeuge und Beine nach kurzem Verweilen in absolutem Alkohol und Nelkenöl in Kanadabalsam eingeschlossen, ohne aber ein Deckglas aufzulegen. Sämmtliche Abbildungen, die ich von Niphargus in meinem früheren wie in dem vorliegenden Aufsatze gegeben habe, sind nach solchen Präparaten angefertigt. Auch von den gewöhnlichen Gammariden (Gammarus pulex und Gammarus fluviatilis) habe ich hin und wieder brauchbare Präparate hergestellt, doch waren dieselben in keiner Beziehung mit den ganz wunderbar imprägnirten Präparaten des völlig durchsichtigen, zarten Niphargus zu vergleichen. Ich muss aber hier betonen, dass keineswegs der größere Theil meiner Präparate gelang, vielmehr waren die Erfolge sehr ungleich und auf einzelne Körpertheile der verschiedenen Thiere vertheilt. Bei einem Exemplar waren beispielsweise nur die Antennen und vielleicht ein Beinpaar gut imprägnirt, bei einem anderen nur die Mundwerkzeuge, bei einem dritten die Extremitäten des Abdomens etc.; es gelang mir aber glücklicherweise, gute Präparate von allen Theilen des Körpers herzustellen. Was nun die Endigungsweise der Nervenfasern der typischen Hautsinnesorgane des Niphargus anbetrifft, so habe ich den bei Astacus festgestellten Befunden kaum etwas Neues hinzuzufügen; die großen Sinnesschläuche der kleinen Antennen (Nr. 7, Fig. 11) zeigten in einigen Fällen eine größere Zahl gut imprägnirter distaler Fortsätze von Sinneszellen; eben so waren vielfach bei demselben Thier alle Nervenfasern sämmtlicher Sinneshaare bis zur Spitze wunderbar imprägnirt, ohne aber auch nur in einem einzigen Falle eine Verzweigung erkennen zu lassen.

Es lag nun nahe bei diesem besonders günstigen Objekte

nachzuforschen, ob nicht außer diesen mit Sinneszellen in direkter Verbindung (Kontinuität) stehenden Nervenfasern vielleicht noch frei oder gar verästelt in der Hypodermis auslaufende Nervenfasern zur Beobachtung kommen.

Ich habe eine Reihe von Befunden eruirt, welche für die Entscheidung letzterer Frage von Wichtigkeit sind. Ich sah nämlich ebenfalls bei Niphargus, dass auf den Antennen, den Mundwerkzeugen und sämmtlichen Extremitäten außer den typischen Sinneshaaren auch alle anderen Haargebilde ohne Ausnahme innervirt waren. In der Mehrzahl der Fälle waren, wenn überhaupt eine Imprägnirung einer Extremität gelungen war, sämmtliche zu den Haaren führenden Nervenfasern durch das Chromsilber tief schwarz gefärbt, und ich konnte diese Fasern dann immer bis in die äußerste Spitze jedes Haares deutlich verfolgen. In selteneren Fällen waren nur wenige Fasern imprägnirt, in einem Fall sogar nur eine einzige (Nr. 7, Fig. 10). Die Präparate, auf welchen nur wenige Fasern gut imprägnirt waren, sind nun aber besonders instruktiv, da man den gesammten Verlauf der Fasern von der Peripherie bis kurz vor das Centralorgan deutlich durch alle Glieder der betreffenden Extremität verfolgen kann. Während nun bei den typischen Sinneshaaren aus jeder der nicht allzuweit unterhalb des Sinneshaares liegenden Gruppe von Sinneszellen immer eine oder deren mehrere schön imprägnirt waren, konnte ich bei den anderen gewöhnlichen Haaren mit gut imprägnirten Fasern, die ich auf weite Strecken rückwärts verfolgte, niemals auch nur eine Spur einer imprägnirten Zelle sehen (Nr. 7, Fig. 9). Bei Anwendung anderer Methoden bemerkt man die Sinneszellen unterhalb der typischen Sinneshaare sehr deutlich und erkennt sofort, dass von jeder bipolaren Zelle ein distaler und ein proximaler Fortsatz ausgeht; bei den anderen Haaren sieht man dagegen weder eine Gruppe noch eine besondere Zelle unterhalb des Haargebildes liegen, und eben so wenig eine Nervenfaser zum Haare gehen. Wenn nun thatsächlich zu den innervirten gewöhnlichen Haaren eine Sinneszelle gehört, so liegt sie auf jeden Fall von dem Haar selbst sehr weit entfernt und in unmittelbarer Nähe des Centralorgans oder aber im Centralorgan selbst. Wir würden dann bei Niphargus zweierlei Arten von Nervenendigungen haben, von denen die einen von der Peripherie dem Centralorgan zustreben, um in demselben mit einer feinen Verzweigung, und ohne direkte Kontinuität mit einer Ganglienzelle frei auszulaufen, und andere, die von Ganglienzellen des Centralorgans nach der

Peripherie gehen und ohne eine Verzweigung zu bilden und ohne mit einer anderen Zelle in Kontinuität zu stehen, direkt in das Haar eintreten und bis zur äußersten Spitze zu verfolgen sind[1]. Dass weder unter den typischen Sinneshaaren noch den anderen innervirten Haaren vom Niphargus eine dendritische Verzweigung vorkommt, muss ich als ganz sicher ansehen, da ich über eine große Zahl vorzüglicher Präparate mit gut imprägnirten Fasern verfüge, die übrigens die schönsten und zierlichsten Verzweigungen der Nervenenden an der Muskulatur sowie an einzelnen Drüsenzellen und der Muskulatur erkennen lassen. Es ist aber keineswegs immer so leicht, sofort festzustellen, ob man ein typisches Sinneshaar mit terminaler Sinneszelle vor sich hat, oder eine imprägnirte Faser mit dem Centralorgan nahe anliegender Zelle, da bekanntlich im gesammten Verlauf der Nervenfaser und auch des distalen Fortsatzes der Sinneszelle vielfach verschieden dicke, knötchenförmige Anschwellungen wie bei der Methylenblaufärbung gesehen werden und Sinneszellen vortäuschen können. Verwechselungen sind besonders da möglich, wo die Sinneszellen, wie bei Niphargus, relativ klein sind. Auf Kontrollpräparaten, die mit guten anderen Methoden hergestellt werden, wird aber der wahre Sachverhalt meist leicht entschieden. Dass ich außer Präparaten, die in toto eingelegt wurden, auch eine größere Zahl von Schnittserien, zumal zum Studium des Centralnervensystems, angefertigt habe, wurde bereits oben betont. Ich sah in den Ganglien des Bauchmarks von der Peripherie herkommende und frei mit Verzweigungen auslaufende Nerven und eben so von (unipolaren) Ganglienzellen des Centralorgans nach der Peripherie aufsteigende Fortsätze. Ein genaues Verfolgen einer und derselben Faser von der Peripherie bis zum Centralorgan oder auch vom Centralorgan nach der Peripherie ist bei Niphargus auch auf Schnitten kaum möglich. Nach dem Erscheinen meiner Arbeit Nr. 7 habe ich auch bei Asellus aquaticus, bei welchem ich früher mit der Chromsilbermethode niemals befriedigende Resultate erzielt hatte, recht schöne Imprägnirungen hergestellt. Wie bei Niphargus sah ich, dass auf den Antennen, Mundwerkzeugen, Extremitäten, überhaupt überall wo Haare standen, diese Haare ohne Ausnahme mit

[1] Auf Grund meiner neuen Schnittpräparate glaube ich nunmehr, dass eine solche zweite Art von Nervenendigung mit im Centralorgan gelegenen bipolaren Sinneszellen nicht vorkommt, und dass die gesuchten Sinneszellen in der Nähe des Centralorgans, aber nie in demselben liegen.

Nervenfasern in Verbindung standen. Bei den typischen Sinneshaaren bemerkte ich auch stets mit Leichtigkeit in einer gewissen Entfernung von der Haarbasis eine oder mehrere imprägnirte Sinneszellen, dagegen fand ich wie bei Niphargus unterhalb anderer Haare, bei welchen man bei gewöhnlichen Methoden keine Sinneszellen zur Anschauung bekommt, niemals im gesammten Verlauf der Nervenfaser eine Anschwellung, die man mit einiger Sicherheit als die gesuchte Sinneszelle hätte in Anspruch nehmen können. Es ist mir wahrscheinlich, dass die gesuchten Sinneszellen eben so wie Niphargus in der Nähe des Centralorgans liegen, zumal ich im Centralorgan selbst bei keiner Methode bipolare Ganglienzellen gefunden habe, sondern stets nur unipolare. Da ich nun bei Niphargus und Asellus in manchen Fällen nur eine einzige Faser in einer Extremität imprägnirt sah, und diese Faser, die unverzweigt in das Haar eintrat, proximalwärts bis kurz vor das Centralorgan verfolgen konnte, ohne dass eine merkliche Anschwellung zu konstatiren war, ist eine Täuschung nicht gut anzunehmen; einstweilen bleibt es neuen Untersuchungen an besonders geeigneten Objekten überlassen, diese Nervenendigungsweise, zu erklären. Von Niphargus habe ich in dieser Arbeit noch einige Abbildungen gut imprägnirter Extremitäten gegeben, die in so fern von besonderem Interesse sind, als an einigen Stellen auch unverzweigte Nervenfasern, welche die Hypodermis durchsetzen, zu erkennen sind und zwar an Stellen, wo normaler Weise gar kein Haar zu stehen pflegt (x in Fig. 8). Von Asellus habe ich Chromsilberpräparate der Antennen in Fig. 9 und eines Beines in Fig. 10 abgebildet.

Gehen wir jetzt dazu über, meine neuen Befunde bei marinen Crustaceen zu besprechen.

Mit der Methylenblaumethode habe ich nicht nur bei Palaemon, sondern auch bei Calianassa, Gebia, Crangon, Nika, Alpheus, Hippolyte, Penaeus und Squilla völlig befriedigende Resultate erzielt, die unter einander stets im besten Einklang standen. Ich will hier nur meine Befunde bei Palaemon besprechen, da ich diese Garneele in Neapel während fünf Monaten stets frisch zur Verfügung hatte und besonders sorgfältig studirte. Untersucht wurden Palaemon serratus und Palaemon squilla. Das Methylenblau wurde theils in Meereswasser, theils in Kochsalzwasser gelöst, doch schien die Meereswasserlösung den Vorzug zu verdienen. Schwache Methylenblaulösungen erwiesen sich als geeigneter, als koncentrirte. Ich verfuhr beim Einspritzen in ähnlicher Weise wie früher bei Astacus. Ge-

wöhnlich injicirte ich einige Individuen am Morgen gegen 10 Uhr und zwar an verschiedenen Körperstellen und zumal solchen, an welchen keine wichtigeren Organe liegen, damit die Versuchsthiere möglichst wenig geschädigt wurden. Am Postabdomen vertragen diese Krebse die Methylenblaueinspritzungen vorzüglich, doch überstanden viele Individuen auch Injektionen in der Kopf- und Leberregion. Meist waren am Nachmittag gegen 2 Uhr gewisse Körperstellen oder selbst der gesammte Körper prachtvoll blau gefärbt, und die Nervenfasern ließen sich mit nur gewünschter Deutlichkeit bis in die äußersten Spitzen der Haare verfolgen. Andere Exemplare injicirte ich am Abend und brachte sie wieder ins Aquarium; da aber bei diesen Thieren am andern Morgen die Farbe meist wieder verblasst war, injicirte ich dieselben Exemplare noch einmal an anderen Stellen und untersuchte sie gegen Mittag. Das Herz habe ich nur selten injicirt, da dann die Farbe zwar in kurzer Zeit den ganzen Körper durchsetzt, die Thiere aber auch meist schnell absterben. Es war mir bei meinen Versuchen ganz besonders daran gelegen, postmortale Veränderungen völlig auszuschließen. Es gelingt übrigens bei einiger Vorsicht recht häufig, mehrfach injicirte Thiere auch fernerhin am Leben zu erhalten. Ich habe stets viel mehr Exemplare injicirt als ich untersuchen konnte und fand, dass die nicht untersuchten Thiere im Aquarium ruhig weiter lebten und allmählich ihre Blaufärbung wieder verloren. Obschon ich nun die denkbar größten Modifikationen des Verfahrens in Anwendung brachte, waren meine Resultate stets die gleichen, sie standen aber mit den Angaben von RETZIUS in schroffem Widerspruch. Stets sah ich wie von terminalen Sinneszellen, die nicht direkt unter der Haarbasis, sondern in einiger Entfernung von derselben gelegen sind, die distalen Fortsätze in das Haar eintraten und völlig unverästelt bis zur Haarspitze verliefen, während jeder proximale Fortsatz sich beim Eintritt in das Centralorgan **T**-förmig theilte und dann feine Verästelungen zeigte, welche aber nie direkt mit den Ganglienzellen in Berührung traten. Überaus häufig habe ich die prachtvollsten Nervenfärbungen in den Antennen, Schuppen, Mundwerkzeugen, allen Extremitäten sowie den Schwanzflossen zur Anschauung bekommen. Freie verästelte Nervenendigungen sah ich dagegen häufig an der Muskulatur, an Drüsen- und Pigmentzellen. Nicht selten waren aber auch Zellen gefärbt, die mit dem Nervensystem und den Sinnesorganen in keiner direkten Beziehung standen, z. B. Bindegewebszellen. Auf meine bei den übrigen Crustaceen mit der Methylenblaumethode erzielten

Resultate will ich hier nicht weiter eingehen, da sie nichts Anderes ergaben, als was ich für Palaemon beschrieben habe. Mit der Anfertigung von Dauerpräparaten, die nach Anwendung der Methylenblaumethode hergestellt waren, habe ich nie Glück gehabt, so dass ich sehr bald davon abstand.

Sämmtliche mit der Methylenblaumethode untersuchten marinen Krebse habe ich gleichzeitig außer mit gut bewährten anderen Konservirungs- und Färbungsmitteln auch mittels des Chromsilberverfahrens GOLGI's in der von RAMON Y CAJAL empfohlenen, und von mir mit Erfolg früher erprobten Modifikation, behandelt und auch wieder Palaemon in großer Zahl untersucht. Im Großen und Ganzen entsprachen meine Resultate keineswegs den gehegten Erwartungen und ich glaube die chemische Beschaffenheit des Meereswassers hierfür verantwortlich machen zu dürfen. Immerhin hatte ich bei Palaemon in einigen Fällen an den Antennen, Schuppen und Abdominalbeinen völlig befriedigende Resultate, die mit den mit der Methylenblaumethode eruirten Befunden genau übereinstimmten. Häufiger erzielte ich gute Imprägnirungen verschiedener Extremitäten bei Phronima, Idothea, Mysis, Euphausia und Nebalia. Auch die Antennen von Pagurus und Squilla gaben mir in einigen Fällen völlig zufriedenstellende Bilder.

In Fig. 11 habe ich einen Schnitt durch die kleine Antenne von Pagurus, in Fig. 12 einen solchen durch eine kleine Antenne mit Schuppe von Nebalia, in Fig. 13 einen Schnitt durch die kleine Antenne von Palaemon squilla, in Fig. 14 einen Schnitt durch die kleine Antenne von Squilla mantis gegeben. Es wurden jeweils Schnitte, die nach einer gewöhnlichen Methode angefertigt waren, abgebildet, und dann wurden bei derselben Vergrößerung gut imprägnirte Stellen anderer mit der Chromsilbermethode hergestellten Schnitte eingezeichnet. Fig. 15 stellt eine Extremität des Postabdomens von Phronima sedentaria dar und ist nach einem imprägnirten in toto in Kanadabalsam eingelegten Präparate entworfen. Die Anschwellungen der Nervenfasern unterhalb der Haarbasis glaube ich mit Recht als Sinneszellen (Sinnesnervenzellen) deuten zu dürfen.

Meine alten wie neuen mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode bei Insekten, Myriapoden, Spinnen und Crustaceen eruirten Befunde stehen nun nach dem Gesagten im besten Einklang und lassen sich auch mit meinen älteren, mit relativ einfachen Methoden festgestellten Angaben, recht gut vereinbaren.

Frei und verästelt auslaufende Nervenendigungen sind mir in

der Arthropodenhaut niemals zur Anschauung gekommen, doch sah ich solche im Centralorgan, an der Muskulatur, sowie an Drüsen- und Pigmentzellen.

Meine in Nr. 7 bereits mitgetheilten diesbezüglichen Befunde, die ich seither immer nur wieder bestätigen und erweitern konnte, haben übrigens mittlerweile durch ALLEN und zumal BETHE eine direkte Bestätigung erfahren.

In seiner Arbeit über das Centralnervensystem von Carcinus maenas etc. (Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLIV, 1895) bemerkt BETHE Folgendes: »In Übereinstimmung mit VOM RATH und ALLEN fand ich, dass unterhalb jedes Sinneshaares eine oder mehrere bipolare Zellen (Sinnesnervenzellen) liegen, deren peripherer Ausläufer unverzweigt (im Gegensatz zu RETZIUS, der Verzweigungen angiebt) bis in die Spitze des Haares zu verfolgen ist. Der andere Ausläufer wendet sich zum Centralorgan und tritt in dasselbe, wie ALLEN direkt beobachten konnte, mit T-förmiger Theilung ein (ALLEN, Quart. Journal of microsc. science 1894). Freie Endigungen konnte ich eben so wenig, wie die beiden vorher erwähnten Forscher finden. Es ist daher wohl erlaubt, vorläufig diejenigen Fasern, welche durch periphere Nerven in das Centralnervensystem eindringen und innerhalb desselben nicht mit Zellen in direkter Verbindung stehen als sensibel zu bezeichnen.« In einer anderen Arbeit (Die Otocyste von Mysis, Zoolog. Jahrbücher Bd. VIII, 1895) betont BETHE, dass er mit der Methylenblaumethode Resultate erhalten habe, welche mit den von mir publicirten völlig übereinstimmen (l. c. pag. 555). Besonders gute Resultate hatte genannter Autor an den Antennen von Pagurus, Mysis und Crangon und an den äußeren Schwanzanhängen von Mysis. Eine Verzweigung des peripheren Ausläufers habe ich (sagt BETHE) eben so wenig wie VOM RATH gesehen, und ich bin geneigt, die diesbezüglichen Befunde von RETZIUS für postmortale Veränderungen zu halten. Ein Nerv, der so varicös ist wie die von RETZIUS bei Palaemon abgebildeten, ist sicher nicht normal. Jeder varicöse, perlschnurartige Nerv ist ein Kunstprodukt, das auf Zusammenziehung der zähflüssigen Nervenmasse beruht, wie ich mich oft bei der Beobachtung frisch gefärbter Nerven überzeugt habe.

Auf Grund meiner mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode bei den sensiblen Nerven der Insekten, Myriapoden, Spinnen und Crustaceen festgestellten Befunde habe ich nun meine frühere Auffassung über den feineren Bau der Hautsinnesorgane und des sen-

siblen Nervensystems der Arthropoden einigermaßen geändert und ungefähr in folgender Weise (Nr. 7) beschrieben:

Es handelt sich nicht, wie die früheren Autoren annahmen, um einen vom Centralorgan aufsteigenden Nerven, der aus den Fortsätzen von im Centralorgan liegenden Ganglienzellen zusammengesetzt ist und sich unterhalb der Sinneszellengruppen auffasert, um dann an jede Sinneszelle eine Faser abzugeben, vielmehr liegen nach meinen neuen Befunden die Verhältnisse gerade umgekehrt. Jede mehr oder weniger weit von der Hypodermis entfernt gelegene Sinneszelle schickt einen bald längeren bald kürzeren distalen Fortsatz in ein zugehöriges Sinneshaar und einen gewöhnlich recht langen proximalen Fortsatz nach dem Centralorgan. Letzterer Fortsatz tritt nun aber keineswegs mit einer Ganglienzelle in direkte Verbindung, vielmehr theilt er sich beim Eintritt in das Centralorgan dichotomisch und läuft frei aus nach Bildung mehr oder weniger reichlicher Verästelungen. In den Verlauf jedes sensiblen Nervenapparates ist daher nur immer e i n e Zelle (Sinneszelle) eingeschaltet und nicht wie früher allgemein angenommen wurde, eine im Centralorgan liegende Ganglienzelle und eine periphere Sinneszelle (vgl. d. schematische Abbildung Nr. 6). Die stets unipolaren Ganglienzellen des Centralorgans entsenden nun einen Stammfortsatz nach der Peripherie, der unterwegs einige Nebenäste abgeben kann und an der Muskulatur, den Pigment- und Drüsenzellen nach Bildung oft sehr zierlicher Verzweigungen stets frei endet ohne aber mit irgend einer anderen Zelle in direkte Berührung zu treten. Freie und verästelte Nervenendigungen in der Hypodermis selbst, wie sie in der Haut der Würmer neben Nervenendigungen mit terminalen Sinneszellen beschrieben wurden, sind mir bei Arthropoden nie zur Anschauung gekommen, wohl aber schienen mir freie und verästelte Nervenendigungen zwischen den Epithelzellen des Darmes bei verschiedenen Crustaceen, Insekten und Myriapoden vorzukommen. An Stelle des von mir früher vorgeschlagenen Ausdruckes Sinneszelle hat Retzius die Bezeichnung S i n n e s n e r v e n z e l l e in Anwendung gebracht. Genau genommen ist die betreffende Zelle nichts Anderes als eine gewöhnliche Hypodermiszelle, deren proximaler Fortsatz bis in das Centralorgan hineingewachsen ist. Der distale Fortsatz nimmt den Reiz auf und der proximale leitet denselben dem Centralorgan zu. Ob man nun den distalen Fortsatz auch einen nervösen nennen will, wie den proximalen oder einen einfachen Plasmafortsatz, ist bis zu einem gewissen Grade Geschmackssache.

C. Besprechung neuer Arbeiten über die Hautsinnesorgane und das sensible Nervensystem der Arthropoden.

Während meine Untersuchungen über die Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden nach Behandlung mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode (l. c. Nr. 7, 1894) durch die oben erwähnten Befunde von ALLEN und BETHE eine direkte Bestätigung erfahren haben, wurden mir von C. CLAUS in einem im Zool. Anz. Nr. 461, 1894 erschienenen Artikel (Bemerkungen über die Nervenendigungen in den Hautsinnesorganen der Arthropoden, insbesondere der Crustaceen) einige Einwände gemacht, die zwar keineswegs die Richtigkeit meiner Darstellung in Abrede stellen, wohl aber beweisen sollen, dass seine älteren Angaben mit meinen Befunden im besten Einklang ständen. Bereits früher hatte derselbe Autor in einem in Nr. 375 des Zool. Anzeigers 1892 erschienenen Aufsatze »Über das Verhalten des nervösen Endapparates an den Sinneshaaren der Crustaceen« auf die zwischen uns Beiden bestehende Übereinstimmung in Betreff der Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Crustaceen hingewiesen, die ich in meinen Schriften in Abrede gestellt hatte. Um diesem Autor völlig gerecht zu werden, wiederhole ich zunächst wörtlich die von demselben zur Stütze seiner in beiden Schriften beigebrachten Angaben (p. 523—528).

Schon in meinem Aufsatze über die blassen Kolben und Cylinder von Cyclops (Würzburger naturw. Zeitschr. Bd. I, 1860) habe ich (sagt CLAUS) die Ganglienzellen und die von denselben abgehenden Nerven abgebildet, welche zu den Tastborsten der vorderen Antennen treten. In der Monographie der freilebenden Copepoden 1863 beschäftigte ich mich zuerst mit dem Inhalt der Borsten und sprach mich über denselben in folgender Weise aus: Der Inhalt, welcher sich Anfangs, so lange das Thier lebt, hell und homogen zeigt, nimmt nach einiger Zeit eine etwas getrübte kleinblasige Beschaffenheit an und scheint die kontinuirliche Fortsetzung der Substanz eines Nerven zu sein, den man an günstigen Objekten zu dem Cylinder herantreten sieht. Verfolgt man den starken in das Lumen der Antenne eintretenden Nervenstamm, so sieht man am schärfsten in dem langgestreckten Basalgliede, dass ein Theil seiner Nervenfasern nach dem oberen Rande zu den Borsten ausstrahlt, und dass eine jede Borste eine dieser Fasern enthält. Bestimmter äußerte ich mich in der Schrift über Argulus (Über die Entwicklung, Organisation etc. der Arguliden. Diese Zeitschr. Bd. XXIII 1875).

»Was LEYDIG an der Wurzel der Tastborste als kleinen zelligen Körper beschreibt, der rückwärts fadig verläuft und wohl eine kleine Ganglienkugel vorstelle, entspricht der Matrix sammt Neubildung, während allerdings der Centralfaden, den man hier und da noch weit nach rückwärts verfolgen kann, nervöser Natur ist. Dieses Verhalten möchte unterstützt werden durch das Verhalten der als Riechfäden bekannten Cuticularanhänge so zahlreicher Crustaceen. Für diese habe ich längst in mehreren Arbeiten nachgewiesen (vgl. auch die Arbeiten über Cypridinen und Halocypriden — Stirngriffel — ferner über Apus und Branchipus), dass der Nerv nicht etwa nur an die Basis der Borste herantritt, sondern sich unmittelbar in den feinstreifigen Inhalt der Borste fortsetzt. Neuere Untersuchungen, insbesondere an Sida crystallina und Branchipus-Larven, haben mir indessen gezeigt, dass das Verhältnis des Borsteninhalts zum Nerven nicht so einfach ist und durch die an der Basis der Borste gelagerte Matrix komplicirter wird. Auch die Matrix erstreckt sich als streifige Substanz in den Borstenraum hinein und färbt sich bei Behandlung mit Überosmiumsäure ebenfalls bedeutend. Untersucht man aber in dieser Weise behandelte Objekte unter sehr starker Vergrößerung, so weist man den Nervenausläufer der Ganglienzelle als Centralfaden in der Achse des streifigen Matrikalfortsatzes mit geringer Mühe nach, und auch an frischen lebenden Thieren gelingt es nachher leicht den nackten Achsencylinder im Inneren der streifigen Substanz zu erkennen. Borsten, welche nicht zum Tasten oder, wenn wir so sagen dürfen, als Riechfäden dienen, entbehren des Achsenfadens im Zusammenhange mit dem fehlenden Nerven, während ihr streifiger Inhalt Matrixsubstanz ist. Sehr schön sehe ich das Verhältnis an den Borsten der Ruderantennen von Sida. In den Ästen der Ruderantennen verfolgt man die zarten Nerven bis zur Spitze und erkennt sofort ihre Verschiedenheit von dem in der Achse zusammenlaufenden und wohl noch als Längsstrang diese erfüllenden dicken Matrikalstrang. Die großen zweitheiligen Fiederborsten verdanken ihren streifigen Charakter ausschließlich den Matrikalsträngen und sind ausschließlich Ruderborsten, die kurzen und einfachen Dornen aber sind Tastgebilde und besitzen einen Achsenfaden in dem streifigen Inhalt; zu ihnen tritt ein mit einer Ganglienzelle versehener Nerv heran, um sich zwischen den Matrixzellen hindurch in den Achsenfaden fortzusetzen (Fig. 51 *Af*). Die zwei großen Schwanzborsten der Daphnien sind auch Tastborsten.«

Auf diese letzteren kam ich im nachfolgenden Jahre 1876 in dem Aufsatze: Zur Kenntnis der Organisation und des feineren Baues der Daphniden nochmals zurück. »Aus dem kleinen Ganglion des letzten Beinpaares schienen mir jederseits die langen Nerven der (schon von GRUITHUISEN als solche betrachteten) Tastborsten des Abdomens zu entspringen (Fig. 1), die schräg über den Darmkanal herablaufen und vor ihrem Eintritt in den Matrikalkörper der Cuticularanhänge je zwei spindelförmige Ganglienzellen durchsetzen (Fig. 6). Das Verhalten dieses letzteren zu der Matrix wiederholt das bereits für die Tastborsten der Antennen beschriebene Verhalten, indem es an günstigen Objekten eben so gelingt den nervösen Achsenfaden durch die Matrix hindurch in die Borste zu verfolgen. Auffallenderweise sind die beiden Nerven LEYDIG entgangen, der ausdrücklich hervorhebt, nie einen Nerven beobachtet zu haben und desshalb auch die Deutung GRUITHUISEN's bestreitet.«

Einige Jahre später fand F. LEYDIG in seiner Schrift über Amphipoden und Isopoden Gelegenheit auf die von mir behauptete Nervenendigung in den Cuticularanhängen von Sida und Branchipus zurückzukommen und seine gegentheilige Meinung aufrecht zu erhalten. Auf die Bemerkung dieses Forschers: »Auch will ja CLAUS bei anderen Crustaceen einen nervösen Achsenfaden zwischen den Matrixzellen hindurch in die Borsten verfolgen. So lange freilich ein zur Borste tretender Nerv nicht zu erkennen ist, mag es sich um eine fadige Verlängerung protoplasmatischer Substanz handeln, welche von den Zellen der Matrix aus sich in den Kanal der Borste erhebt. Ich verweise zur Erläuterung auf die Fig. 11 der Taf. I meiner Schrift über Daphniden, was mich in meiner 1879 veröffentlichten Phronimiden-Arbeit (Arbeiten aus dem zool. Inst. der Univ. Wien 1879) veranlasste zu antworten: Es beweise jener Autor mit der Bemerkung nur, dass er, anstatt die betreffende Stelle auf p. 24 und 25 meiner Argulidenschrift zu lesen, sowie die Fig. 51 auf Taf. XVIII derselben sich näher anzusehen, lediglich sein älteres Daphnidenwerk im Auge habe und merkwürdigerweise zur Widerlegung meiner Deutung heranziehe.

Auch für die Riechschläuche der Hyperiden wurde das Eintreten von Nervenfibrillen in das Innere bestätigt, wie aus dem nachfolgenden Passus aus dem Werke »Die Platysceliden, Wien 1887« zu ersehen ist. »Wie bei Phronima und den verwandten Hyperiden beginnen die Sinnesschläuche auf dem von einem glänzenden

Cuticularring eingefassten Porus der Chitinhaut mit stärker chitinisirtem, meist verschmälerten, zuweilen stielförmigen Basalstück, welchem der blasse, zartwandige und am Ende blindgeschlossene Hauptabschnitt folgt. Hier und da sind die Enden in Folge des Abbrechens der Spitze geöffnet, ein pathologisches Verhalten, welches auch bei anderen Crustaceen wiederkehrt und wohl zu der irrigen Vorstellung Anlass gegeben haben mag, als besäßen die Riechhaare an der Spitze Öffnungen. Vornehmlich würden dieselben da zu erwarten sein, wo kleine die Spitze krönende Aufsätze, wie glänzende Knöpfchen, Kegel oder Spitzen, auftreten, deren Entfernung zur Entstehung eines Porus Veranlassung geben müsste. Über die feinere Struktur, insbesondere in Betreff des speciellen Verhaltens des zum Borstenschlauch tretenden Nerven, liegen mir keine neuen Beobachtungen vor. Nur das will ich bemerken, dass an günstigen Objekten der zum Borstenschlauch tretende Nerv sich in die Achsensubstanz des ersteren weiter verfolgen und mittels Reagentien als Achsenfaden darstellen lässt.«

Die letzte auf diese Frage bezügliche Angabe findet sich in einer größeren Abhandlung »Die Halocypriden des Atlantischen Oceans und Mittelmeeres, Wien 1891«. Die auf den nervösen Endapparat bezügliche Stelle (p. 35) lautet: An den vorderen Antennen (der Halocypriden) finden sich nur fünf den Endgliedern zugehörige Anhänge, deren Lage und Form bereits bei Besprechung dieser Gliedmaße beschrieben wurde. Mit denselben steht ein verhältnismäßig umfangreicher Nerven- und Ganglienapparat in Verbindung. Der in das proximale Glied des Schaftes eingetretene Nerv schwillt alsbald zu einem bald mehr birnförmigen, bald mehr langgestreckten Ganglion an, welches die eigenthümlichen glänzenden Kugeln enthält und setzt sich durch das obere Geißelglied zwischen dessen Längsmuskeln in die Geißel fort, in deren Achse die Fibrillen bündelweise aus einander weichen, um in die fünf Sinnesanhänge einzutreten. Im Inneren derselben lassen sich die zarten Fibrillenbündel durch die ganze Länge bis zum distalen Ende verfolgen, meist noch von einem spärlichen Protoplasma umlagert, welches auf den Überrest der Matrix des Anhanges zu beziehen ist und zuweilen noch ein oder zwei Kerne aufweist. Das gleiche Verhalten zeigen die Nervenfibrillen in den fünf Borstenanhängen am Nebenast der hinteren oder Schwimmfuß-Antenne, deren Nerv alsbald nach dem Eintritt in das mächtige Schaftglied ein großes Ganglion bildet und dann zwischen den Muskelgruppen nach dem verjüngten Distalende

verläuft. Hier theilt sich derselbe in zwei Faserbündel, von denen das kleinere in den mit Schwimmborsten besetzten Hauptast übertritt, das größere aber nochmals ein Ganglion durchsetzt, in dessen Zellen die specifisch tingirten glänzenden Kugeln des vorderen Antennenganglions wiederkehren. Die Fibrillenzüge treten aus diesem Ganglion in den Nebenast und von da in dessen fünf Cuticularanhänge ein, in deren Achse sie sich bis zum Distalende verfolgen lassen.« — »Durch diese schon an Osmium-Alkoholpräparaten leicht zu konstatirenden Befunde haben meine früheren Angaben über das Verhalten der Nervenfibrillen in den Tastborsten und Spürschläuchen eine volle zuverlässige Bestätigung erhalten.«

Nach CLAUS »leuchtet es ein«, dass für O. VOM RATH der Ausdruck, ein Ganglion durchsetzt, den Anlass zur Missdeutung seiner (der CLAUS'schen) Anschauung gegeben habe, einer Missdeutung, welche schon durch das Verhalten der einfacheren nur durch eine oder zwei neben einander liegende Ganglienzellen vermittelten Endigungsart, welcher die Komplikation des Vorhandenseins eines Ganglions homolog gestellt war, widerlegt sein müsste. Es wird dann des Weiteren angeführt, dass die Verschiedenheit der Bezeichnungsweise als Achsenfaden (CLAUS) oder Terminalstrang (VOM RATH) als Ganglienzelle (CLAUS) oder Sinneszelle (VOM RATH) beziehungsweise Sinnesnervenzelle (RETZIUS) um so weniger zum Beweise einer abweichenden Anschauungsweise verwerthet werden könnte, da VOM RATH selbst einräumt, dass ein strenger Unterschied zwischen Ganglienzelle und Sinneszelle nicht besteht. Nach CLAUS passt die Bezeichnung Achsenfaden mehr für die einfacheren von ihm vornehmlich beobachteten Fälle, in welchen es ausschließlich der Distalausläufer einer oder zweier Zellen ist, welcher in die Achse des Cuticularanhanges eintritt, wogegen der Ausdruck Terminalstrang (VOM RATH) vielleicht überall da besser zuträfe, wo Distalfortsätze zahlreicher Nervenzellen zusammentreten oder der Distalfortsatz von nur einer oder zwei Nervenzellen eine außerordentliche Stärke und fibrilläre Struktur zeigt (Frontalorgan oder Stirntentakel der Halocypriden). CLAUS bemerkt fernerhin: »Wenn O. VOM RATH in seiner Publikation sich äußert: Nach der geläufigen Anschauungsweise soll der an die Sinneszellen (Ganglienzellen der Autoren) antretende vom Centralorgan herkommende Nerv das Ganglion seiner Länge nach durchsetzen und dann in das Sinneshaar eintreten, so bezieht er offenbar auch meine Angaben auf diese Anschauungsweise. Und wenn er weiter hinzufügt: Ich habe mich aber in vielen Fällen überzeugen

können, dass der Nerv keineswegs durch die Gruppe der Sinneszellen hindurchtritt und die Sinneszellen etwa wie die Beeren einer Traube den Nervenfibrillen ansitzen, so giebt er dem Ausdruck durchsetzen eine Auslegung, die meiner Anschauung, mit welcher seine eigene trotz verschiedener Ausdrucksweise vollkommen identisch ist, gänzlich fremd ist. Nicht nur die oben citirte Stelle, welche die beiden Nervenzellen unterhalb der Schwanzborste der Daphniden betrifft, giebt einen unzweideutigen Beleg, dass ich die Bezeichnung durchsetzen des Ganglions im Sinne des Durchtritts der Nervenfasern durch die Ganglienzellen verstehe, sondern die als homolog zur Seite gestellte Parallele das einfachere durch eine oder zwei Ganglienzellen und das komplicirtere durch eine größere als Ganglion bezeichnete Gruppe von Ganglienzellen vermittelte Verhalten der Nervenendigung in Sinnesborsten zeigt, dass ich in demselben Sinne auch das Hindurchtreten der Nerven durch das Ganglion verstanden habe.«

Ich habe in meiner ersten Erwiderung an C. Claus (Zool. Anz. Nr. 386, 1892 »Über die von C. Claus beschriebene Nervenendigung in den Sinneshaaren der Crustaceen«) mich wörtlich wie folgt ausgedrückt:

»Während nach der Anschauungsweise von Claus der Nerv das Ganglion seiner Länge nach durchsetzen soll, um dann in das Sinneshaar einzutreten und letzteres in Gemeinschaft mit den Fortsätzen einiger Matrixzellen auszufüllen, habe ich in meinen Aufsätzen kurz gesagt Folgendes behauptet: Das Ganglion der Autoren wird besser als eine Gruppe von Sinneszellen — percipirenden Epithelzellen — aufgefasst. Der Nerv durchsetzt diese Gruppe von Sinneszellen keineswegs, er kann daher auch nicht ins Haar eintreten, vielmehr fasert sich der Nerv unterhalb der Gruppe der Sinneszellen auf und giebt an jede Zelle eine Faser ab. Das Haarlumen wird ausgefüllt von den protoplasmatischen Fortsätzen der Sinneszellen, die sich zu einem feinstreifigen Bündel, dem Terminalstrang, zusammenlegen und in Gemeinschaft mit den Fortsätzen einiger Hypodermiszellen (Matrixzellen des Haares) in das Haar eintreten. Ich glaube, dass diese Deutung doch nicht einfach eine Bestätigung der Clausschen Angaben genannt werden darf.«

Wie sich Claus die Beziehungen der vom Centralnervensystem (Centralorgan) zur Peripherie verlaufenden Nerven zu den in oder unter der Hypodermis liegenden Sinneszellen gedacht hat, ist mir

aus den Beschreibungen und Abbildungen genannten Autors nicht ersichtlich gewesen. Es ist mir eben so wenig gelungen mit einiger Sicherheit zu erkennen, wie sich dieser Forscher die Beziehungen des die peripheren Ganglien »durchsetzenden« Nerven zu den Ganglienzellen des Centralorgans vorgestellt hat. Nach der Ausdrucksweise von CLAUS sind auf jeden Fall über den feineren Bau der Hautsinnesorgane der Crustaceen (andere Arthropoden wurden meines Wissens von diesem Autor nicht untersucht) mehrere und einander direkt entgegengesetzte Deutungen zulässig.

1) Der vom Centralorgan (Centralnervensystem) kommende Nerv tritt an die Ganglienzellen (Sinneszellen) der Hypodermis an und giebt an jede Zelle eine Faser ab, wie ich es für Crustaceen, Insekten, Myriapoden und Spinnen beschrieben habe. Ob man nun die distalen Fortsätze der in die Sinneshaare eintretenden Ganglien- oder Sinneszellen Plasmafortsätze nenen will, wie ich es that, oder mit CLAUS von einem Eintreten von Nervenfasern in die Sinneshaare sprechen möchte, ist bis zu einem gewissen Grade Geschmackssache. Vom rein morphologischen Standpunkte aus scheint mir meine Deutung die berechtigtere zu sein, da wir einfache Epithelzellén vor uns haben, die erst durch das Antreten einer Nervenfaser zu sinnespercipirenden Zellen oder kurz Sinneszellen werden.

2) Eine andere Auffassung ist nach der Darstellung von CLAUS möglich, nämlich die, dass die Nervenfasern nicht an die Sinneszellen antreten, sondern durch die einzelnen Sinneszellen direkt hindurchtreten, so dass der distale Fortsatz nichts Anderes wäre als die direkte Fortsetzung der am proximalen Theile der Sinneszelle eingetretenen Nervenfaser. Bei dieser Auffassung, die nebenbei bemerkt keineswegs so völlig unberechtigt ist, als sie auf den ersten Blick erscheint (ich habe wenigstens Präparate vor Augen gehabt, die zu Gunsten dieser Annahme sprachen), würde man natürlich mit vollem Rechte von in die Sinneshaare eintretenden Nervenfasern sprechen dürfen.

3) Es könnten aber auch die Nervenfasern die Ganglien- oder Sinneszellengruppen in der Weise durchsetzen, dass die Nervenfasern durch die Gruppen dieser Zellen durchtreten und diesen Fasern die Ganglien- oder Sinneszellen jeweils nur mit einem kurzen Fortsatz wie die Beeren einer Traube ansitzen. Auch diese Möglichkeit ist nach meinen Präparaten, zumal bei frischgehäuteten Thieren, keineswegs undenkbar, und ich bedurfte oft längeren Studiums der betreffenden Präparate, um eine solche Auffassung wieder fallen zu

lassen. Diese Möglichkeit habe ich früher zwar hervorgehoben, aber nie gesagt, dass Claus diese Auffassung vertreten habe.

4) Die Nervenfasern könnten aber auch die Ganglien- oder Sinneszellengruppen in der Weise durchsetzen, dass überhaupt keine direkte Berührung oder Zusammenhang zwischen Nervenfasern und den sogenannten Sinneszellen stattfindet und letztere nur wie in den Geschmacksorganen der Säuger von frei auslaufenden verästelten Nervenendigungen korbförmig umgeben würden. In Betreff der proximalen Fortsätze der peripheren Sinneszellen erfahren wir nach den Beschreibungen von Claus nichts Bestimmtes, doch darf man aus der gesammten Darstellung entnehmen, dass dieser Autor wie auch die übrigen früheren Forscher der unrichtigen Ansicht war, dass eine direkte Verbindung der Nervenfasern (proximale Ausläufer der Sinneszellen) mit den im Centralorgan befindlichen (unipolaren) Ganglienzellen stattfinde. Bei dieser Auffassung, die auch ich früher getheilt habe, würden somit in einen jeden derartigen nervösen Apparat zwei Zellen eingeschaltet sein, eine im Centralorgan gelegene Ganglienzelle und eine in oder unter der Hypodermis befindliche Ganglien- oder Sinneszelle, während in Wirklichkeit der Apparat nur eine Zelle, nämlich eine periphere Sinneszelle enthält. In Bezug auf die falsche Ansicht einiger Autoren, nach welcher der Nerv in der Peripherie gar zwei Ganglienzellen durchsetzen soll, hat sich Claus wie folgt ausgesprochen:

O. vom Rath bemerkt: »Wenn nun Gruppen von Sinneszellen in größerer Zahl neben einander liegen und eine Strecke weit von der Hypodermis und den Sinneshaaren entfernt sind, findet man zwischen den Terminalsträngen längliche, dunkel tingirte Kerne, welche langgestreckten Hypodermiszellen angehören. Diese letzteren Zellen haben einige Autoren zu der unrichtigen Auffassung von zwei hinter einander liegenden Gruppen von Ganglienzellen verführt, in Wirklichkeit findet man aber stets nur eine Gruppe von Sinneszellen und die zwischen dieser Gruppe und dem Sinneshaar gelegenen Zellen sind nichts Anderes als gewöhnliche Hypodermiszellen (Stützzellen).« Offenbar bezieht sich die letztere Bemerkung auf das von Leydig für die Vorderantennen von Branchipus beschriebene und von Weismann für Leptodora behauptete Doppelganglion und die Einschaltung einer proximalen und distalen Ganglienzelle in den Verlauf jeder Nervenfaser. Ich darf wohl darauf hinweisen, dass ich selbst gegen diese Deutung mich aussprach und dieselbe dahin berichtigt habe (C. Claus, Zur Kenntnis der Organisation und des

feineren Baues der Daphniden. Diese Zeitschr. 1876), dass das vermeintliche distale Ganglion der Cladoceren und eben so das von Branchipus, welches auch ich in meiner ersten Arbeit über Apus und Branchipus im Sinne LEYDIG's gedeutet habe, auf Gruppen von Matrixzellen zurückzuführen sei.

Auf was sich meine eben von CLAUS citirten Angaben beziehen, geht aus meiner Arbeit, »Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Crustaceen«, Zoolog. Anz. Nr. 365 u. 366, 1891, sehr deutlich hervor, indem ich mich wörtlich wie folgt ausdrückte:

»Ich erinnere daran, dass ich schon früher bei den Myriapoden und Insekten den Nachweis geliefert habe, dass in allen Fällen, in welchen von den Autoren, z. B. SAZEPIN, zwei hinter einander liegende Ganglien beschrieben wurden, z. B. in den Antennen der Chilognathen und der Wespe, in Wirklichkeit nur eine Gruppe von Sinneszellen zu finden ist. In gleicher Weise überzeugte ich mich bei den Crustaceen davon, dass bei den Objekten, bei welchen von den Autoren angegeben wurde, dass der nervöse Endapparat aus zwei hinter einander liegenden Ganglien bestehe (erste Antenne der Daphniden und Phyllopoden nach LEYDIG, erste Antenne von Leptodora nach WEISMANN) oder ein Ganglion in zwei durch nervöse Substanz verbundene Abtheilungen zerfalle (große oder zweite Antenne der Landasseln nach LEYDIG), in Wirklichkeit nur ein Ganglion, das heißt eine einzige Gruppe von Sinneszellen gefunden werden kann, und ein zweites distales Ganglion durch Hypodermiszellen vorgetäuscht wird. Ferner kann durch den Umstand, dass meist in unmittelbarer Nähe der Riechschläuche noch Tasthaare stehen, deren Sinneszellengruppen stets der Hypodermis näher gerückt sind als die Sinneszellengruppen der Riechschläuche, selbst auf Schnitten, das Vorhandensein von zwei hinter einander liegenden Gruppen von Sinneszellen vorgespiegelt werden. Die interessantesten Verhältnisse im Bau des nervösen Endapparates finden wir bei den Entomostraca. Schon oben habe ich bemerkt, dass sämmtliche Sinneshaare der Rankenfüße von Lepas unterhalb ihrer Basis nur eine einzige große Sinneszelle erkennen lassen, während ich in allen anderen Fällen bis jetzt unterhalb der Sinneshaare stets eine Gruppe von Sinneszellen vorfand.«

Auf den mir von CLAUS in seiner ersten Erwiderung (Zool. Anz. Nr. 375, 1892) gemachten Vorwurf, ich hätte in meiner Arbeit über die Hautsinnesorgane der Insekten seinen Ausdruck Achsenfaden (distaler Fortsatz der Sinneszelle) ohne Nennung des Namens des Autors

verwendet und dann in einer späteren Arbeit wieder fallen lassen, möchte ich hier nicht wieder zurückkommen. Ich habe bereits in Nr. 6 gezeigt, dass ich den Ausdruck überhaupt gar nicht gebraucht und demgemäß auch nicht fallen gelassen habe; ich habe vielmehr ausdrücklich angegeben, wesshalb ich den Ausdruck Achsenfaden nicht adoptiren könnte und schlug für denselben die Bezeichnung Terminalstrang vor.

Wenn mir ferner CLAUS vorhält, dass die von ihm beschriebenen einfacheren Fälle, in welchen nur eine oder zwei Ganglienzellen unter einem Sinneshaar liegen, einen »unzweideutigen« Beleg über die Bezeichnung durchsetzen des Ganglions gäben (vgl. p. 527), so kann ich das nicht zugeben. Zunächst muss ich bemerken, dass die betreffende Stelle keineswegs völlig klar abgefasst ist, aber gesetzt den Fall, dass für diese sogenannten einfachen Fälle die Endigungsweise der Nerven wirklich »unzweideutig« festgestellt wäre, so wäre damit doch noch lange nicht bewiesen, dass in den komplicirteren, wesentlich zahlreicheren Fällen, in welchen unter den Sinneshaaren jeweils eine größere, ja oft recht große Zahl von Sinneszellen liegt, genau dieselbe Endigungsweise der Nervenfasern vorkommen muss. Ich möchte des Weiteren bemerken, dass, wenn wirklich CLAUS bei sämmtlichen Crustaceen in der Haut nur eine Nervenendigungsweise festgestellt hätte, damit doch auch sicher nicht entschieden wäre, dass bei den Myriapoden, Insekten und Spinnen auch nur diese eine Nervenendigungsweise der Haut vorkommt. Ich erinnere hier daran, dass bei den Würmern, z. B. Lumbricus und Nereis, zwei sehr verschiedene Nervenendigungsweisen in der Haut beschrieben wurden, und zwar eine mit terminalen Sinneszellen und eine andere mit frei auslaufenden verästelten Fasern, deren Zellen weit in das Körperinnere hineingerückt sind. Auch sehen wir bei den Säugern, dass im Geruchsorgan terminale Sinneszellen mit unverzweigten Fortsätzen gefunden werden, während sämmtliche übrigen Nervenendigungen in der Haut frei und verästelt auslaufen. Bekanntlich stehen auch in den Geschmacksorganen die früher als Sinneszellen beschriebenen peripheren Zellen gar nicht in direkter Berührung mit den Nervenfasern, vielmehr durchsetzen die Nervenfasern diese Zellgruppen, indem sie zwischen den einzelnen Zellen durchtreten und frei auslaufende Verästelungen bilden. Wie ich übrigens schon oben bemerkte, habe ich keine Stelle in den CLAUS'schen Schriften gefunden, in welchen dieser Autor seine bei niederen Krebsen beschriebenen Angaben auf

sämmtliche andere Crustaceen oder gar auch auf die Myriapoden, Insekten und Spinnen verallgemeinert hätte. Es ist daher einigermaßen befremdend, dass CLAUS seine letzte Abhandlung, Bemerkungen über die Nervenendigungen in den Hautsinnesorganen der Arthropoden, insbesondere Crustaceen, betitelte, obschon er, wenigstens nach seinen Publikationen zu schließen, doch nur Crustaceen bearbeitet hat. Ich kann auch nicht umhin meine Verwunderung darüber auszusprechen, dass CLAUS gegen die mit der Methylenblaumethode eruirten Resultate von RETZIUS kein Wort des Bedenkens ausgesprochen hat, sondern sich damit begnügte darüber Beschwerde zu erheben, dass RETZIUS seine Arbeiten nicht berücksichtigt habe. Merkwürdigerweise hat CLAUS auch zu der zwischen RETZIUS und mir bestehenden Meinungsverschiedenheit keine Stellung genommen. Wenn übrigens RETZIUS Recht behalten hätte, hätte auch die CLAUS'sche Darstellung von dem Durchsetzen eines Ganglions im Sinne von RETZIUS interpretirt werden können (cf. p. 530).

Auf eine weitere Diskussion der zwischen CLAUS und mir bestehenden Meinungsverschiedenheit glaube ich hier schon desshalb nicht näher eingehen zu müssen, als ich selbst auf Grund meiner mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode eruirten Befunde meine frühere Auffassung geändert habe, und zwar hauptsächlich in Bezug auf die Endigungsweise des proximalen Fortsatzes der Sinneszellen im Centralorgan. Da der proximale Fortsatz, wie ich mehrfach betont habe, im Centralorgan gar nicht mit einer Ganglienzelle in direkte Berührung tritt, wie früher allgemein angenommen wurde, sondern frei und mit Verästelungen nach dichotomischer Theilung ausläuft, handelt es sich, wie eingehend oben p. 522 aus einander gesetzt wurde, gar nicht um einen vom Centralorgan aufsteigenden Nerven, dessen Fasern an die Sinneszellen der Peripherie antreten, man muss vielmehr diese frühere Auffassung umkehren und sagen, dass von einer in oder unter der Hypodermis gelegenen Sinneszelle (Sinnesnervenzelle, RETZIUS) der unverzweigte distale Fortsatz sich nach dem Sinneshaar begiebt, während der längere proximale Fortsatz in das Centralorgan eintritt, um sich dort nach dichotomischer Theilung zu verästeln und ohne mit einer Ganglienzelle in direkte Berührung zu treten. Wenn nun CLAUS sich mit meiner Auffassung einverstanden erklärt, so bezieht sich das doch wohl nur auf meine frühere Darstellung, da er meine neue Ansicht mit keinem Worte bespricht.

Über eine neue Arbeit von Retzius.

Nachdem ich mich nun lange vergeblich abgemüht hatte, die zwischen Retzius und mir über das sensible Nervensystem der Crustaceen bestehenden Meinungsverschiedenheiten zu erklären, und gerade im Begriffe war die vorliegende Abhandlung abzuschicken, erhielt ich (im Februar dieses Jahres) von Retzius in liebenswürdigster Weise eine neue, dasselbe Thema betreffende Arbeit eingeschickt, durch welche eine Entscheidung der schwebenden Streitfrage zu meinen Gunsten herbeigeführt wird (G. Retzius, Das sensible Nervensystem der Crustaceen, Biol. Unters., VII, Jena 1895). Da ich an meinem völlig druckfertigen Manuskripte nichts mehr ändern wollte, sollen die wichtigsten der neuen Resultate von Retzius hier im Zusammenhang besprochen werden.

Das Auffinden von sensiblen Zellen in der Haut von Lumbricus, sowie solcher in oder unterhalb der Haut von Polychäten und Mollusken hatte bei Retzius Zweifel an der Richtigkeit seiner über die sensiblen Nervenfasern der Crustaceen publicirten Befunde entstehen lassen. »Es lag nahe anzunehmen (sagt Retzius), dass eine derjenigen der Würmer und Mollusken ähnelnde Einrichtung auch bei den Crustaceen vorhanden sei.« Es sprach dann derselbe Autor die auf p. 504 citirte Vermuthung aus, dass die in seiner früheren Arbeit als Scheidenkerne gedeuteten Kerne die Sinneszellen der Autoren sein könnten. Während nun Retzius neue Untersuchungen über die sensiblen Zellen der Crustaceen vornahm, erschien meine Arbeit Nr. 7, sowie die von Allen (l. c.) und von Bethe (l. c.). Die neuen Untersuchungen von Retzius waren bei marinen Crustaceen von keinem befriedigenden Erfolg gekrönt, so verhinderten bei Palaemon und Mysis u. A. die Chromatophoren die Verfolgung der sensiblen Elemente. Im Telson dieser Thiere gelang es Retzius zwar mehrfach bipolare Zellen imprägnirt zu erhalten, deren distaler Fortsatz bis in die Wurzel der Sinneshaare, deren proximaler eine Strecke weit centralwärts verfolgt werden konnte (l. c. Taf. VI, Fig. 10). Es wandte sich nun dieser Autor wieder dem Flusskrebse zu und erzielte mit der Methylenblaumethode die besten Resultate an den breiten Theilen der Maxillen, Mandibeln und Abdominalbeine. Diese neuen Befunde stehen nun in vorzüglichem Einklang mit meinen mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode nicht nur bei Astacus, sondern auch bei allen anderen Arthropoden eruirten Angaben.

Retzius injicirte die Krebse mit einer kleinen Spritze in der

Regel an der ventralen Seite des Abdomens; zuweilen wiederholte er die Injektion nach einer viertel Stunde noch einmal, ließ dann die Thiere in einem Eisschrank eine Stunde liegen, worauf einige Abdominalfüße abgeschnitten und auf die etwaige Färbung geprüft wurden. In der Regel sah dieser Autor dann hier und da schon eine oder einige Sinnesnervenzellen mit ihren Fortsätzen schön blau gefärbt. Diese Färbung hielt sich bei dem im Eisschrank liegenden Krebse eine Stunde, worauf sie gewöhnlich anfing zu verbleichen, um endlich ganz zu verschwinden. Dieses frühe Auftreten und bald eintretende Verschwinden der Färbung soll nun eine Erklärung dafür abgeben, dass dieser Forscher im Jahre 1890 die sensiblen Zellen nicht auffand. Für eine gute Färbung des Bauchstranges waren 8—20 Stunden erforderlich, dann waren aber so gut wie keine peripherischen Zellen mehr zu sehen, da dieselben längst verblasst waren. Ferner betont genannter Autor, dass er die fraglichen von LEYDIG und CLAUS bei Crustaceen beschriebenen Zellen dicht unter den Borsten, wo sie in den meisten Abbildungen dargestellt sind, gesucht habe, ohne aber bei seinen Versuchsthieren, Palaemon und Astacus, solche Zellen in der Nähe der Borsten zu finden, sie lagen vielmehr in der Regel eine mehr oder weniger bedeutende Strecke von der Basis der Borsten entfernt, d. h. centralwärts gerückt. Nachdem er diese Thatsache bei seinen neuen Untersuchungen erfahren, konstatirte er, dass der Nachweis dieser sensiblen Elemente zu den leichtesten Methylenblau-Experimenten gehört.

Ich möchte hier gleich daran erinnern, dass ich bereits 1891 (Nr. 5), wie folgt, die Lage der Sinneszellen beschrieben habe. »Die Gruppe der Sinneszellen liegt (bei Crustaceen) von der Hypodermis und dem Sinneshaar oft sehr weit entfernt, und es besitzt dann der Terminalstrang (Bündel der distalen Fortsätze) eine ansehnliche Länge etc.« In Nr. 7 betonte ich fernerhin, dass man bei Anwendung anderer Methoden, z. B. meiner Osmiumgemische (Nr. 8) mit der größten Leichtigkeit die terminalen Sinneszellen nachweisen kann, und ich erklärte es für unbedingt nothwendig, neben der Methylenblau- und Chromsilbermethode noch bewährte andere Methoden in Anwendung zu bringen.

In Betreff der distalen Fortsätze der terminalen Sinneszellen (Sinnesnervenzellen) spricht sich RETZIUS jetzt wie folgt aus: »Sie verlaufen, wie die Autoren beschrieben haben, ohne Theilung und Verästelung in ziemlich gestreckter Bahn nach den Sinneshaaren (Borsten) hin und treten in die Wurzeln derselben hinein. Eine Verästelung,

wie ich früher annahm, ist, wie in neuerer Zeit u. A. vom Rath und Bethe hervorgehoben haben, in der That nie vorhanden.« Es wird dann ferner ausgeführt, dass bei Astacus das Eintreten der Nervenfasern in das Sinneshaar in keinem Falle zu verfolgen war. Bei Palaemon und Mysis hat Retzius in den Telsonplatten die distalen Zellenenden mit der Chromsilbermethode in vielen Fällen gefärbt erhalten, doch wurde niemals das Eindringen der Nervenfasern in den Haarschaftraum gesehen; dieser Autor hält das, was er früher in diesem Raume als verästelte feinste Nervenfasern beschrieben hat, jetzt aller Wahrscheinlichkeit nach für etwas ganz Anderes. Nach der Fixirung mit pikrinsaurem Ammoniak hat Retzius neuerdings wiederum im Haarschaftraum solche verästelte Körnchenketten beobachtet, welche Nervenfäserchen vortäuschen können und vermuthlich durch Granulaniederschläge entstanden seien. Postmortal sollen in der That solche Körnerniederschläge in Kettenform entstehen, welche durch pikrinsaures Ammoniak fixirt und gefärbt werden und körnige, verästelte Nervenendigungen vortäuschen können.

In Betreff des fraglichen Eindringens der Nervenfasern in den Haarschaftraum möchte ich nur bemerken, dass ich in den charakteristischen Sinneshaaren, welche als Kegel, Zapfen, Schläuche etc. bezeichnet werden, wie aus meinen früheren Untersuchungen und Abbildungen hervorgeht, die Fasern vielfach bis zur Spitze des Haargebildes verfolgen konnte; bei manchen anderen Haargebilden konnte ich dagegen die Fasern nur bis zum Ende der kuppelförmigen Haarwurzel verfolgen. In Betreff des proximalen Fortsatzes der Sinnesnervenzellen bemerkt Retzius, dass eine Theilung oder Verzweigung nicht vorkäme, dagegen träte im Centralorgan die bekannte dichotomische Theilung und Verzweigung auf. Durch Anwendung der Chromsilbermethode hat derselbe Autor bei Copepoden eine Reihe interessanter Befunde konstatirt und sich davon überzeugt, dass der distale Fortsatz der Sinnesnervenzellen sich in keinem Fall verästelt, vielmehr stets unverzweigt in das Sinneshaar eintritt.

Es ist somit Retzius neuerdings zu denselben Resultaten gekommen, wie ich sie Nr. 7, 1894 publicirt habe, und darf die Streitfrage als erledigt angesehen werden. Ich bedauere nur, dass der verdienstvolle Autor nicht von vorn herein bei der Anwendung der Methylenblau- und Chromsilbermethode das Richtige traf, es wäre mir viel Arbeit und Zeit erspart geblieben.

In Betreff der Nervenfasern, bei welchen ich wie bei Niphargus und Asellus unterhalb bestimmter Haargebilde bis jetzt keine zuge-

hörigen Sinneszellen auffinden konnte und die Vermuthung aussprach, dass die gesuchten Zellen in unmittelbarer Nähe des Centralorgans oder gar in demselben gelegen sein könnten, meint RETZIUS mit Recht, dass diese Zellen schwerlich im Centralorgan zu finden seien, da er selbst, wenigstens bei Astacus, im Centralorgan stets unipolare aber nie bipolare Ganglienzellen gesehen habe. Dagegen hält derselbe Autor es für keineswegs unmöglich, dass bei gewissen Ganglien, vor Allem dem Gehirnganglion, die Zellen bis in die unmittelbare Nähe des Centralorgans hinabrücken können, wie es bei Vertebraten in der Regel geschieht. Auch bei Nereis fand RETZIUS bipolare Sinneszellen in Gruppen dem Centralorgan dicht angelagert, während lange distale Fortsätze unverzweigt zur Peripherie gingen.

Über die Innervirung verschiedener anderer Organe des Arthropodenkörpers will ich mich hier nicht aussprechen, da meine bis jetzt eruirten Befunde hierfür noch nicht ausreichen.

D. Schlussbemerkungen.

Vergleicht man nun die mit der Chromsilber- und Methylenblaumethode bei dem sensiblen Nervensystem bei Arthropoden bis jetzt festgestellten Thatsachen mit den bei anderen Evertebraten gewonnenen Resultaten, so ergiebt sich, wie ich bereits Nr. 7 ausführte, eine große Ähnlichkeit, wenigstens bei Arthropoden, Würmern und Mollusken, da stets terminale Sinneszellen (Sinnesnervenzellen) gefunden werden, die bei Lumbricus in der Epidermis selbst, bei Nereis und den Mollusken weiter von der Epidermis entfernt liegen und stets unverzweigte distale Fortsätze entsenden. Bei den Arthropoden ist in so fern ein Übergangsstadium zu konstatiren, als die Sinneszellen bald in, bald unter der Hypodermis gefunden werden, ja bei demselben Thiere können in bestimmten Körpertheilen, wie den Antennen der Hymenopteren, einige Sinneszellengruppen sehr dicht der Hypodermis anliegen, während bei den sogenannten Geruchskegeln der Antennen derselben Thiere die Sinneszellen oft recht weit von der Hypodermis entfernt sind.

Die übereinstimmenden Resultate bei Würmern, Mollusken und Arthropoden können mit den Hautsinnesorganen der Vertebraten nur schwer verglichen werden. Ähnliche Verhältnisse der Nervenendigungen finden sich bei Vertebraten wohl nur in der Riechschleimhaut wieder, indem in dem Riechepithel außer cellulären Faserursprüngen auch noch freie intraepitheliale Nervenendigungen vorkommen, so dass das Epithel der Regio olfactoria eben so wie die

Netzhaut zu dem Nervensystem in doppelter Beziehung steht, indem es Faserbildungen an das Gehirn abgiebt und solche davon empfängt (cf. M. v. Lenhossék, Beiträge zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane, Wiesbaden 1894). Im Übrigen wurde von einer Reihe von Autoren der Nachweis geliefert, dass in der Wirbelthierhaut alle Nerven frei endigen und eine direkte Verbindung mit Zellen der Epidermis mit Ausnahme der Riechzellen nicht stattfindet. Nach Retzius steht das Tastorgan, das Organ der eigentlichen sensiblen Nervenfasern, merkwürdigerweise in der morphologisch-phylogenetischen Entwicklung höher als manche Sinnesorgane, indem die Nervenzellen desselben sich bis in die Nähe der Centralorgane, wo sie die Cerebrospinalganglien bilden, zurückgezogen und ihren bipolaren Typus in einen pseudo-unipolaren verändert haben, sowie dadurch, dass die peripherischen Fortsätze dieser Nervenzellen sich in dem eigentlichen Sinnesorgan der Haut und den Schleimhäuten ungemein stark verästeln und intracellulär mit freien Spitzen endigen.

Sehr auffallend ist auf jeden Fall der Befund, dass der Nervus acusticus ebenfalls mit frei auslaufenden Fasern endigt, ohne mit den sogenannten Hör- oder Haarzellen in direkte Verbindung zu treten. Die Haarzellen wären nach Retzius als eine Art sekundär in die Nervenleitung eingetretener Epithelzellen, als sekundäre Sinneszellen aufzufassen; in ähnlicher Weise werden von den Autoren die früher als Sinneszellen in den Geschmacksknospen und verwandten Organen vorkommenden Zellen als sekundäre Sinneszellen gedeutet, auch sie stehen mit Nervenfasern nicht in Kontinuität, sondern nur in Kontiguität.

Nach einigen Autoren, wie v. Lenhossék, ist bei den Vertebraten das ursprüngliche Verhalten in der Riechschleimhaut realisirt, sonst aber ist es überall dem höheren Typus dem der terminalen Endbäumchen gewichen.

Zool. Inst. der Univ. Freiburg i. B., 8. März 1896.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIII und XXIV.

Sämmtliche Abbildungen sind mit dem OBERHÄUSER'schen Zeichenapparat entworfen.

Fig. 1. Längsschnitt durch die Spitze einer Maxillarpalpe von Locusta viridissima. Vergr. 170.

sh, Sinneshaar; *bz*, Begleitzellen; *bk*, Blutkörperchen; *pk*, Porenkanal; *hyp*, Hypodermis; *szg*, Sinneszellengruppe; *ch*, Chitin.

Die Figur wurde mit Benutzung einer früher von mir gegebenen Abbildung gezeichnet. Die imprägnirten Nervenfasern wurden nach einer ganzen Schnittserie durch eine Palpe eingetragen.

Fig. 2. Längsschnitt durch die Spitze einer Labialpalpe von Machilis polypoda. Vergr. 152.

Fig. 3. Längsschnitt durch die Antenne von Glomeris marginata. Vergrößerung 250. Mit Benutzung einer früheren Abbildung gezeichnet.

k, Kegel; *lk*, längliche Hypodermiskerne; *bg*, Begleitzellen; *z*, Zapfen; *hyp*, Hypodermis.

Fig. 4. Spitze einer Antenne von Polydesmus complanatus mit imprägnirten Nervenfasern und Sinneszellen. Vergr. 400.

x, unbekanntes Sinnesorgan; *k*, Kegel; *z*, Zapfen; *sz*, Sinneszellen.

Fig. 5. Unterlippe von Iulus terrestris; kombinirtes Bild. Vergr. 100.

k, Kegel; *mi*, innere Laden; *me*, äußere Laden; *m*, Muskulatur; *n*, Nerv; *usg*, unteres Schlundganglion; *gs*, Speicheldrüsen.

Die Abbildung wurde mit Benutzung einer früheren Zeichnung entworfen.

Fig. 6. Schema der Nervenendigungen des sensiblen Nervensystems der Arthropoden.

sz, Sinneszelle; *co*, Centralorgan (Kopie aus Arbeit Nr. 7).

Fig. 7. Ein Bein von Niphargus puteanus. Vergr. 52.

Fig. 8. Ein anderes Bein von Niphargus puteanus. Vergr. 52.

Fig. 9. Eine kleine Antenne von Asellus aquaticus. Vergr. 500. Unterhalb der Sinneskegel liegen imprägnirte Sinneszellen.

Fig. 10. Ein imprägnirtes Bein von Asellus aquaticus. Vergr. 35.

Fig. 11. Schnitt durch die kleine (innere) Antenne von Pagurus. Vergrößerung 35. (Auf $^2/_3$ verkleinert.)

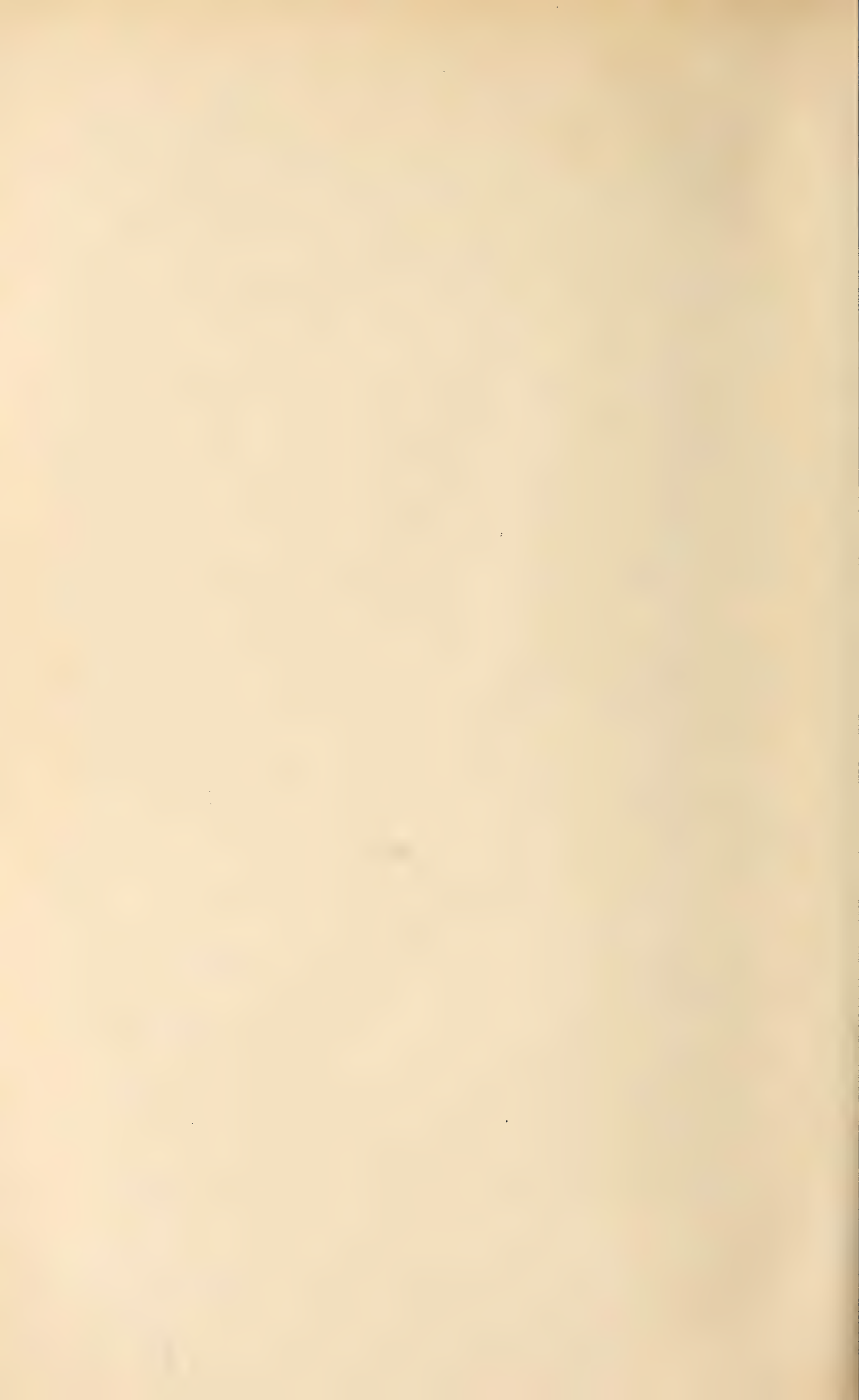
Fig. 12. Schnitt durch die kleine Antenne von Nebalia. Vergr. 400.

Fig. 13. Schnitt durch die kleine Antenne von Palaemon. Vergr. 152.

Fig. 14. Schnitt durch die kleine Antenne von Squilla. Vergr. 152.

sh, Sinneshaar; *szg*, Sinneszellengruppe.

Fig. 15. Eine Extremität des Postabdomens von Phronima. Vergr. 52.



Die Bildung des Mesoderms bei Paludina vivipara.

Von

Dr. **Carl Tönniges,**

Assistent am Zoologischen Institut der Universität zu Marburg.

(Aus dem zoologischen Institute zu Berlin.)

Mit Tafel XXV und XXVI.

Einleitung.

So viele und gute Beobachtungen auch bereits über die Entwicklung der Gastropoden gemacht worden sind, und zu welchen interessanten und überraschenden Resultaten die Arbeiten der neueren Zeit auch geführt haben, so sind doch noch immer Lücken geblieben, die der Ausfüllung bedürfen.

Wir besitzen eine genaue Kenntnis der ersten Embryonalvorgänge, speciell auch der Furchung, und wissen, dass sie bei allen Gruppen der Gastropoden ziemlich übereinstimmend verläuft, und höchstens das Fehlen des Nahrungsdotters einige sekundäre Abweichungen hervorbringen kann. Wir sind auch im Allgemeinen über die Entstehung der primären Keimblätter und über die sich aus ihnen entwickelnden Organe ziemlich gut unterrichtet, obgleich bereits hier schon verschiedene Ansichten ihre Vertretung finden.

Den meisten Widersprüchen begegnen wir auf einem Gebiete, dessen Erschließung in der neueren Zeit vielfach in Angriff genommen worden ist, aber den Bearbeitern mehr oder minder große Schwierigkeiten in den Weg gelegt hat; ich meine die Entstehung und Entwicklung des mittleren Keimblattes.

Durch genügendes Material und durch Anwendung geeigneter Untersuchungsmethoden wurde ich in den Stand gesetzt, bei dem Studium der Prosobranchiatenentwicklung zu einigen Resultaten zu gelangen, die vielleicht die bis jetzt vorliegenden Beobachtungen einigermaßen ergänzen.

Als Beobachtungsobjekt diente *Paludina vivipara*.

Die Untersuchung der embryonalen Entwicklung von *Paludina* bietet, da diese Form lebendiggebärend ist, gewisse Schwierigkeiten dar. Die Furchungsstadien sind zumeist sehr selten anzutreffen, da dieselben, wie bei allen Gastropoden, schnell vorübergehen. Ältere Stadien sind schon häufiger, obgleich auch immer nur in bestimmten Intervallen zu finden. Es ist keineswegs der Fall, wie man vielleicht annehmen könnte, dass der zumeist mit Embryonen ganz vollgepfropfte Uterus, der mitunter bis 40 Eikapseln enthält, nun auch Embryonen von allen Altersstufen aufweisen müsste. Zumeist ist eine große Anzahl auf ungefähr gleicher Entwicklungsstufe, während man ganz hinten in der Spitze des Uterus zwei bis drei jüngere Stadien findet. Ich habe im Monat Mai wie Juni nur ganz vereinzelt jüngere Embryonen gefunden und fast gar keine Furchungsstadien. Erst im Juli traten letztere etwas häufiger auf, wenn auch immer noch ziemlich vereinzelt. Auch die Temperaturverhältnisse scheinen auf die Entwicklung einen gewissen Einfluss auszuüben. An Orten mit wärmerem Wasser, wie Gräben, kleinen Gewässern, verläuft die Entwicklung bedeutend schneller als dort, wo die Temperatur des Wassers niedriger ist, wie in den Flüssen und größeren Wasserbecken. Jedenfalls ist das Auffinden gewisser Stadien mitunter mit großen Schwierigkeiten verknüpft. In den Monaten Juli, August und September findet hauptsächlich die Entwicklung statt, um Ende September und im Verlauf des Oktobers rasch abzunehmen. Jedoch auch nach der eigentlichen Entwicklungsperiode, den ganzen Winter hindurch findet man den Uterus der weiblichen Thiere mit Embryonen gefüllt. Diese sind jedoch selbst in der Spitze des Uterus vollständig entwickelt und bereits mit gut ausgebildeter Schale versehen. Entließ ich diese Embryonen in ein Aquarium, so lebten sie weiter und entwickelten sich vortrefflich. Dies könnte ein Hinweis darauf sein, dass ihnen der Uterus nur zum Schutz gegen die Winterkälte diente, und nicht die geringe Höhe ihrer Ausbildung ein ferneres Verweilen in demselben nöthig machte.

Die Eier von *Paludina*, wie auch die jüngeren Furchungsstadien, stellen sich dem Auge als kleine, gelbe Pünktchen dar, deren tiefgelbe Farbe durch die eingelagerten Dotterkügelchen hervorgerufen wird. Je weiter die Entwicklung vorschreitet, um so heller wird der Embryo, da die verbrauchte Dottermasse keinen Ersatz findet.

Die Eier selbst werden von einer Eiweißmasse umgeben, die, wenn sie das Ei einhüllt, ziemlich kompakt ist, bald jedoch durch die im Uterus vorhandene Flüssigkeit klar wird und opalisirt. Als

dritter Bestandtheil des Eies muss die vom Eiweiß gebildete Eiweißmembran genannt werden, welche in einen gedrehten Faden ausgezogen ist, wie dies bereits von LEYDIG (17) genauer beschrieben wurde. Dieser Kokon, in dem gelegentlich auch mehrere Eier enthalten sind, dürfte ein Hinweis darauf sein, dass *Paludina* wie andere Schnecken früher ovipar war, und jener gedrehte Faden würde dann als das Rudiment des zur Befestigung des Kokons dienenden Stieles aufgefasst werden müssen [KORSCHELT und HEIDER (44) p. 992].

Durchschnittlich kommen im Uterus ungefähr 20 Eikapseln vor. Die Zahl schwankt jedoch sehr. Die größte Zahl, die ich je in einem Weibchen fand, betrug 40; bisweilen waren jedoch nur sechs und weniger Kapseln vorhanden.

Die jungen Paludinen verlassen den Uterus erst ziemlich spät, nachdem das gesammte Eiweiß aufgezehrt ist, und sie bereits eine Schale mit zwei bis drei Windungen besitzen. Sind die Existenzbedingungen für die jungen Schnecken nicht besonders günstig, so hält die Mutter sie so lange im Uterus zurück, bis die Bedingungen bessere werden.

Ich werde zunächst die Darstellung meiner Untersuchungen geben und sodann erst einen kurzen Überblick über die Litteratur folgen lassen.

Material und Untersuchungsmethoden.

Wie allgemein bekannt, ist *Paludina* eine der gemeinsten Schnecken, und der Boden mancher langsam fließenden Gräben ist buchstäblich mit ihr besät. Auch in Flüssen und Seen ist sie zu finden, wenn auch nicht in so großer Anzahl wie in manchen kleinen Gewässern. Mein Material stammt aus der Umgegend von Berlin, und zwar war es hier hauptsächlich die Seenkette des Grunewaldes, welche eine reiche Ausbeute gab.

Da *Paludina* vivipar ist, so hat man nur nöthig, den weiten, sackartigen Uterus gefangener Weibchen zu öffnen und die darin enthaltenen Eiweißkapseln, deren man mitunter 40 antrifft, vorsichtig mit einer Pincette herauszunehmen. Befolgt man letzteres Verfahren nicht, so kommt es oft vor, dass die Eihaut zerreißt und der dünnflüssige Inhalt sammt Ei ausfließt. Ich habe diese Eikapseln gewöhnlich sogleich in eine 0,5%ige Kochsalzlösung gebracht; es schadet den Embryonen jedoch nichts, wenn man hierfür destillirtes Wasser verwendet. Die Ausbildung der Embryonen lässt sich ungefähr bereits in den Kapseln erkennen, so dass man jetzt schon

eine Sonderung nach den Altersstadien treffen kann. Ältere Stadien mit Schale sind sehr deutlich durch die glashelle Membran zu sehen, da sie ihr Eiweiß zumeist schon aufgezehrt haben; jüngere, z. B. Furchungsstadien, sind bei näherem Hinsehen noch als kleine, mehr oder weniger intensiv gelbe Punkte zu erkennen.

Wünscht man die Embryonen lebend zu beobachten, so zerreißt man die Membran, lässt den Inhalt in ein Uhrschälchen ausfließen und betrachtet das Objekt nun entweder gleich im Eiweiß oder bringt es mit einer Pipette in eine zu diesem Zwecke von BÜTSCHLI angegebene Eiweißlösung (1 Theil Eiweiß, 1 Theil einer 5%igen Kochsalzlösung, 9 Theile Wasser). Die jüngeren Stadien sind dotterreich, und es ist frisch wenig an ihnen zu sehen. Man sieht sich daher genöthigt, geeignete Reagentien in Anwendung zu bringen. Bevor zur Konservirung geschritten werden kann, ist es nöthig, die Embryonen in 0,5%iger Kochsalzlösung gut abzuspülen, damit sie von dem anhaftenden Eiweiß befreit werden. Letzteres gerinnt in der Konservirungsflüssigkeit sofort und macht die Embryonen unbrauchbar. Durch sorgfältiges Abspülen bewahrt man sich vor vielen Unannehmlichkeiten.

Sehr schöne Präparate erhält man, wenn man die betreffenden Objekte mit Pikrinschwefelsäure, absolutem Alkohol oder Sublimat je nach Größe 10 bis 20 Minuten behandelt, sie gut mit 70%igem Alkohol auswäscht und mit Alaunkarmin oder Hämatoxylin überfärbt. Mit Alaunkarmin kann man 15 Minuten und länger färben; es giebt jedoch nicht so distinkte Färbungen wie mit der letzterwähnten Flüssigkeit. Hierbei muss man indessen sehr vorsichtig verfahren, und erst nach einigen Versuchen gelingt jene glänzend blaue Färbung, welche die mit Hämatoxylin behandelten Objekte auszeichnet. Ich färbte gewöhnlich 5 Minuten lang, zog dann mit 60%igem Alkohol, dem etwas Salzsäure zugesetzt war, den überflüssigen Farbstoff aus und brachte durch Zusatz einiger Tropfen Ammoniak das verlorengegangene Blau wieder hervor.

Diese Methode gelang mir jedoch nur, wenn ich frisches Material besaß; hatten die Embryonen erst längere Zeit in Alkohol gelegen, so brachte das Hämatoxylin mit darauf folgender Alkoholauswaschung eine schmutziggraue Färbung hervor.

Um Dauerpräparate zu machen, schloss ich die aufgehellten Objekte in Dammarlack ein, und zwar ist dieser dem Kanadabalsam vorzuziehen, da er nicht so schnell erhärtet und längere Zeit nachher noch ein Verschieben der Embryonen unter dem Deck-

glase gestattet. Die so erhaltenen Totalpräparate erfüllten vollständig ihren Zweck.

Fast alle jetzt gebräuchlichen Fixirungsflüssigkeiten können bei den Embryonen mit Vortheil gebraucht werden. v. ERLANGER hat bei seinen Untersuchungen Pikrinschwefelsäure mit Zusatz von einigen Tropfen Osmiumsäure gebraucht, und auch ich kann diese Methode zur Konservirung der Embryonen nur empfehlen. Das Zusammenwirken der Pikrin- und Osmiumsäure veranlasst ein scharfes Hervortreten der Zellgrenzen. Für jüngere Stadien habe ich die Pikrinschwefelsäure noch mit etwas Wasser verdünnt. Aber auch andere Fixirungen, wie die mit Chromosmiumessigsäure, reiner Pikrinsäure, Osmiumsäure und Sublimat leisten sehr gute Dienste. Für Totalpräparate von Furchungsstadien empfiehlt sich eine Konservirung ohne Osmiumsäure, da die Bräunung für das spätere Färben nicht besonders vortheilhaft ist.

Etwas größere Schwierigkeiten findet man bei der Orientirung und dem Schneiden der jüngsten und jüngeren Stadien. Namentlich ist die Orientirung bei den kleinen, ohne Vergrößerung nicht erkennbaren Objekten nicht leicht. Mit einiger Ausdauer und gutem Willen wird jedoch auch dieses Hindernis bald überwunden. Um das Paraffin in dem Uhrschälchen, in welchem ich die Einbettung vornahm, nicht erstarren zu lassen, gebrauchte ich einen mit heißem Wasser gefüllten Blechkasten, der einige Vertiefungen zur Aufnahme von Schälchen besaß. Dieser ziemlich flache Kasten ließ sich dann leicht unter die Lupe und selbst unter das Mikroskop bringen, so dass die Orientirung gut von statten ging. Durch Zusatz kalten Wassers erzielte ich ein Sinken der Temperatur im Blechkasten und damit ein Erstarren des Paraffins. Man muss sich nur bei seinen Manipulationen hüten, den Kasten irgendwie zu erschüttern, da dann die Objekte zumeist aus ihrer Lage gebracht werden.

Das zum Einbetten gebrauchte Paraffin war für kleinere Stadien von einem möglichst hohen Schmelzpunkte (ungefähr 60° C.), um Schnitte von 3 μ gut anfertigen zu können. Da Schnitte von größerer Dünne leicht zerreißen, und solche mit hart gewordenem Dotter ausspringen, so ist es sehr zu empfehlen, die Schnittfläche jedes Mal mit einer dünnen Haut von Mastix-Kollodium (HEIDER, 39) zu überziehen, eine Methode, die auf unserem Institute allgemein als gut anerkannt worden ist. Auf diese Weise gelang es mir bei einiger Vorsicht, Schnittserien durch vollständig gut orientirte Blastulae und Gastrulae anzufertigen.

Wenn ich etwas genauer auf die von mir angewendeten Methoden eingegangen bin, so glaube ich, dass die Kenntnis derselben bei ähnlichen Untersuchungen von Vortheil sein könnte, wenn sie auch nur über die allgemeinsten Schwierigkeiten hinweghelfen soll.

Alle jene technischen Verrichtungen, welche sich auf die Zeitdauer der Färbungen wie des Verweilens in den verschiedenen Flüssigkeiten beziehen, erwähne ich nicht näher, da Jedermann dieselben selbst ausprobiren muss und somit auf sie einzugehen nutzlos sein würde.

I. Furchung.

Es ist für die folgende Betrachtung der Mesodermbildung, auf die in dieser Abhandlung das Hauptgewicht gelegt werden soll, nöthig, auch einen kurzen Blick auf die Furchung zu werfen. Schon jetzt will ich jedoch bemerken, dass in derselben und selbst am Ende der Gastrulation nichts von einer Anlage des mittleren Blattes zu bemerken ist, so dass die Furchung nur so weit behandelt werden soll, um dieses Verhalten zu verdeutlichen.

Es wurdem dem zufolge nur Schnitte durch Blastula- und Gastrulastadien abgebildet und solche der Furchungsstadien selbst fortgelassen. Ich hoffe, später noch einmal die Furchung von *Paludina* eingehender behandeln zu können, und um so mehr, da dieselbe, in Folge der Schwierigkeit, die frühesten Entwicklungsstadien aufzufinden, nur ganz allgemein bekannt ist.

Die kontinuirliche Entwicklung eines Eies kann, da *Paludina* lebendiggebärend ist, nicht beobachtet werden, sondern die gewonnenen Resultate entstammen den Beobachtungen verschiedener Eier.

Aus den durch einige Furchungsstadien gelegten Schnittserien ließen sich etliche strittige Fragen aufklären, die bislang an einfachen Präparaten nicht zur definitiven Erledigung gekommen waren. So war der Mangel einer Furchungshöhle mehrfach behauptet worden, während von anderer Seite an der entgegengesetzten Ansicht festgehalten wurde. Durch die Fig. 1—3 ist eine solche nun als vorhanden zu bezeichnen. Auch die Größenverhältnisse der einzelnen Zellen, wie ihre Lage zu einander, konnten an einigen Schnitten genau festgestellt werden.

Geradezu nöthig wurden die Schnittserien, als es sich um ein näheres Eingehen auf die Gastrulaverhältnisse handelte. Nur durch ihre Vermittelung konnte ich, wie weiter unten gezeigt werden soll, das Fehlen des Mesoderms genauer als meine Vorgänger feststellen,

wie es mir auch fernerhin durch dieselbe Methode gelang, den Schluss des Blastoporus zu konstatiren.

Was die Furchung selbst anbetrifft, so werden wir eine große Übereinstimmung mit der anderer Gastropoden finden; ausgenommen vielleicht, dass durch den Fortfall des Nahrungsdotters die Furchung der *Paludina* nahezu äqual geworden ist. Ein wichtiger Unterschied ist freilich in dem Fehlen des Mesoderms gegeben, dessen Bildungsmodus gegenüber den meisten anderen Gastropoden ein durchaus abweichender ist. Es lassen sich indessen, wie wir an einschlägiger Stelle sehen werden, Anknüpfungspunkte bei einigen niederen Mollusken finden, die in der Zeit der Mesodermbildung ähnliche Verhältnisse aufweisen wie *Paludina vivipara*.

Die kleinen gelblichen Eier mit ihrem großen, hellen Keimbläschen haben einen Längsdurchmesser von 0,024 mm und einen Querdurchmesser von 0,013 mm. Eine dünne durchsichtige Dotterhaut umgiebt das unbefruchtete Ei. Es zeigt eine verhältnismäßig reichliche Menge von Dotterkügelchen in seinem Protoplasma vertheilt und besitzt dadurch ein goldgelbes Aussehen. Die Dotterkügelchen sind an der Peripherie kleiner und liegen hier zerstreuter, während das Centrum und seine nähere Umgebung eine Centralisirung von Dotter besitzt. Im Verlauf der Furchung verliert sich die Dottermenge mehr und mehr, so dass am Ende derselben nur noch die künftigen Entodermzellen dotterreich sind und dadurch jene charakteristische dunklere Färbung zeigen, welche sie so gut von den ganz hellen Ektodermzellen unterscheidet.

Das Ei zeigt, so lange die Furchung noch nicht begonnen hat, keine polare Differenzirung, sondern die Körnchen von Dotter sind gleichmäßig im Ei vertheilt. Dieses ändert sich jedoch bei der Bildung der Furchungskugeln, und auf dem vierzelligen Stadium ist es schon möglich, einen animalen und vegetativen Pol zu erkennen. An den vorhergehenden zwei Zellen ist vielleicht auch schon eine Differenzirung des Dotters eingetreten, jedoch ist dieselbe dann schwer erkennbar.

Auf die Beschreibung aller jener bemerkenswerthen regressiven Veränderungen des Keimbläschens vor der Befruchtung des Eies verzichte ich, da erstens genügende Beobachtungen über diesen Punkt vorliegen, dann aber hauptsächlich, weil dieselben, da *Paludina* lebendiggebärend ist, schwierig und unvollständig zu beobachten gewesen wären.

Zumeist traten zwei Richtungskörperchen aus; bisweilen war

auch nur eins vorhanden, was sich aber wohl daraus erklären lässt, dass das andere sich bereits abgelöst hatte und im Eiweiß verloren gegangen war. Mehr als zwei Richtungskörperchen ließen sich jedoch nie beobachten. Sie behalten ihre Lage am animalen Pol nicht lange inne, sondern lösen sich ab und gehen zu Grunde.

Das Ei dürfte wohl bei seinem Herabgleiten nach dem Uterus zu im Eileiter befruchtet und am Ende desselben von der dort einmündenden Eiweißdrüse mit einer Schicht Eiweiß umhüllt werden, welche sich äußerlich zu einer in einem gedrehten Stiel auslaufenden Membran erhärtet. Es ist erklärlich, dass die Eier augenscheinlich im Eileiter befruchtet werden müssen, da späterhin die Eiweißschicht das Herankommen der Spermatozoen an das Ei verhindern würde. Diese Ansicht findet außerdem ihre Stütze in dem Vorhandensein von Spermatozoen hoch oben im Eileiter und dem bereits vollendeten Befruchtungsakt bei sich etwa hier vorfindenden Eiern.

Die Furchung verläuft, wie ich schon mehrfach erwähnt habe, nicht ganz äqual. Obgleich die Abweichung in der Größe der einzelnen Zellen als eine sehr geringe bezeichnet werden muss, so sprechen doch viele Anzeichen, welche im Verlauf der Furchung auftreten, wie auch die bei Mollusken an und für sich schon seltene äquale Furchung, dafür, dass dieses ein sekundäres Verhalten ist. Sonach scheint *Paludina* von einer Form mit reichhaltigem Nahrungsdotter abzustammen. Durch das Fehlen desselben liegt nun die Möglichkeit nahe, dass hier die Furchung zu dem primitiveren Modus zurückgekehrt ist, da die Bedingungen für eine vollständig reguläre Furchung durch die geringe Größe und Menge des Nahrungsdotters gegeben sind. Dieser, ursprünglich im Ei gleichmäßig vertheilt, sammelt sich beim Beginn der Furchung am vegetativen Pol an.

Nachdem das Ei nach der Befruchtung einige Zeit im Ruhezustand zugebracht hat, beginnt die Theilung. Nach einer geringen Längsstreckung bildet sich am Keime eine Furche, welche wir, da sie vom animalen Pol (an den Richtungskörperchen kenntlich) nach dem vegetativen läuft, als Meridionalfurche bezeichnen; sie theilt das Ei in zwei gleiche Hälften, welche die beiden ersten Blastomeren darstellen. Diese sind an ihrer Zusammenhangsstelle abgeplattet, sonst gleichen sie im Aussehen und Färbung noch genau dem ungefurchten Ei.

Immer vor dem Beginn einer neuen Theilung macht sich ein bemerkenswerther Vorgang am Ei geltend. Die einzelnen Blastomeren schließen sich fester zusammen, die Furchen verstreichen, und

das Objekt nimmt scheinbar wieder die Form eines ungefurchten Eies an. Wie aus den verschiedenen Abhandlungen über Gastropodenfurchung zu ersehen ist, scheint dieses Verhalten der Furchungskugeln nicht selten zu sein. Es erschwert bei älteren Furchungsstadien die Beobachtung sehr, da durch das Verstreichen der Begrenzungslinien die Zahl der einzelnen Blastomeren nicht genau erkennbar ist.

Der soeben beschriebene Vorgang der Theilung in zwei Zellen wiederholt sich noch einmal in genau derselben Weise. Vom animalen Pol der beiden Furchungskugeln aus tritt abermals je eine Meridionalfurche auf, die indess auf der ersten rechtwinklig steht, und halbirt jedes der Theilstücke. Die Theilung scheint nicht bei beiden Kugeln zugleich vor sich zu gehen, denn ich habe oft ein werdendes Vierzellenstadium getroffen, bei dem das eine Theilstück bereits in zwei zerfallen war, während im anderen sich erst die Kerne getheilt hatten, ohne dass der Zellkörper schon gefolgt wäre.

Schließlich ist das Stadium mit vier gleich großen Zellen erreicht, von denen zwei etwas abgeplattete an einander stoßen und damit verhindern, dass sich die beiden anderen treffen können. Diese liegen wie eingeklemmt in den von den ersteren gebildeten Winkeln. Die durch die beiden ersterwähnten Furchungskugeln gebildete kleine Querfurche ist für die Orientirung in Fällen, in denen man die Furchung Schritt für Schritt verfolgen kann, von großer Wichtigkeit, da durch diese kleine Furche schon die Richtungen des künftigen Embryos bestimmt sind, wie Rabl und nach ihm andere Forscher nachgewiesen haben. Interessant ist die Ähnlichkeit dieses Stadiums mit denen anderer Gastropoden, auf die ich hier kurz hingewiesen haben möchte.

Die vier Furchungskugeln zeigen eine gut hervortretende Differenzirung der beiden Pole, indem der animale sehr protoplasmareich ist, wenig Dotterkörner enthält und darum bedeutend heller als der vegetative, an dem die ganze Dottermenge aufgehäuft liegt, ist. Eine scharfe Grenze zwischen beiden Theilen ist jedoch nicht zu ziehen, sondern der Nahrungsdotter geht ganz allmählich in den Bildungsdotter über.

In allen diesen Stadien sieht man die einzelnen Theilstücke zumeist gut von einander getrennt; am schärfsten in denen der Ruhe, welche nach den Theilungen jedes Mal eintreten. Ist die Furchung erst weiter vorgeschritten, und sind die Blastomeren in größerer Zahl vorhanden, so treten die Grenzen nicht mehr so scharf hervor.

Im dritten Furchungsstadium, das sehr charakteristisch für die Gastropoden ist, liegt die Theilungsebene, aber jetzt horizontal, mehr dem animalen Pol genähert, wodurch vier etwas kleinere Zellen abgeschnürt werden. Sie haben ein helles Aussehen, da sie von dem, geringe Dottermengen enthaltenden animalen Pol abstammen. Wenn auch der Unterschied in der Größe der einzelnen Zellen nicht bedeutend ist, so wird doch die Furchung durch diese dritte Theilung inäqual. Die kleinen Blastomeren sind in Bezug auf die größeren eben so gelagert, wie wir es von den anderen Gastropoden wissen, d. h. sie liegen in den Furchen derselben, werden sich also wohl in der Richtung des Uhrzeigers verschoben haben. Sie zeigen zwischen sich ebenfalls jene kleine Querfurche, welche wir bereits auf dem vierzelligen Stadium erwähnt hatten und gleichen also in Form und gegenseitiger Lagerung genau dem Viertheilungsstadium; nur ihre etwas kleinere Gestalt und ihr helleres Aussehen unterscheidet sie in etwas von dem vegetativen Theil. Ich muss hier kurz bemerken, dass man diesen Bildungsprocess der vier kleinen animalen Furchungskugeln bei *Paludina* nicht wie bei anderen Gastropoden als »Knospung« bezeichnen kann, da die neugebildeten Zellen wenig in der Größe hinter den vier ersten Zellen zurückstehen. Überhaupt ist die geringe Größendifferenz der Furchungskugeln, die man kaum als Makro- und Mikromeren wie bei anderen Gastropoden unterscheiden kann, für *Paludina* sehr bemerkenswerth. Die kleine Furchungshöhle ist jetzt schon bei der Betrachtung des Eies vom animalen Pol aus zu erkennen, da hier die hellere Plasmamenge durchsichtiger ist. Obgleich die animalen Zellen bedeutend heller sind als die unter ihnen liegenden großen Theilstücke, so zeigt sich bei ihnen eine kleine Ansammlung von Nahrungsdotter gegen den vegetativen Pol hin, wodurch auch bei ihnen eine geringe Differenzirung eintritt. Der Kern ist in den Zellen gut zu sehen, da er sich durch eine bedeutende Größe und Helligkeit bemerkbar macht; er ist mehr dem Centrum des Eies zugelagert und hat innerhalb des Blastomers seine Stelle in dem plasmatischen Theil desselben. Das Gleiche gilt für die Kerne der vegetativen Zellen.

Während im einfachsten Furchungstypus das betreffende Ei in zwei, dann in 4, 8, 16, 32 etc. Zellen zerfällt, dasselbe sich also in geometrischer Progression theilt, wird bei unserem Ei ein zwölfzelliges Stadium eingeschoben. Durch eine zweite Äquatorialfurche werden vier weitere Zellen abgetrennt, die etwas dunkler gefärbt sind, da

sie schon etwas mehr Dotterkörnchen als unsere ersten vier animalen Theilstücke enthalten.

Im nächstfolgenden Stadium haben sich, übereinstimmend mit der Furchung anderer Gastropoden, alle zwölf Zellen getheilt, so dass es zur Bildung von 24 Furchungskugeln gekommen ist. Die vier Makromeren sind noch durch ihre etwas dunklere Färbung zu erkennen, obgleich dieselbe nicht so intensiv und unterscheidend ist, wie man wohl vermuthen könnte.

Ich habe unter der Reihe von Eiern, die mir zu Gebote standen, keines gefunden, welches nach dem 24zelligen Stadium weniger als die doppelte Zahl von Zellen gehabt hätte, so dass ich mich zu der Vermuthung gedrängt sehe, es möchte wohl als das nächstfolgende anzusehen sein. Sämmtliche 24 Zellen hätten sich demnach gleichzeitig getheilt. Der Vorgang wäre mithin dem vorhergegangenen sehr ähnlich.

So weit war es möglich, die Furchung in genauer Weise an den ganzen Objekten zu studiren. Die Theilungen verlaufen jetzt sehr rasch, und die meisten Furchungsstadien besitzen für ihre kleinen Blastomeren so wenig scharfe Begrenzungslinien, dass sich nur annähernd ihre Zahl feststellen lässt. Was mir jedoch von älteren Stadien zu Gesicht gekommen ist, hat unbestreitbar gezeigt, dass von einem Auftreten von Urmesodermzellen in der Größe, wie wir sie oft bei anderen Gastropoden, z. B. manchen Opisthobranchiern finden, bei *Paludina* nicht die Rede sein kann. Die Verschiedenheit in der Größe der Zellen ist jetzt nicht mehr streng unterscheidbar, und die Furchung geht beinahe in den totalen äqualen Typus über.

Die weitere Beobachtung macht, um einigermaßen gesicherte Resultate zu erhalten, die Anwendung der Schnittmethode nöthig. Es ist ohne dieselbe nicht möglich, das Hineintreten von Zellen in die Furchungshöhle, worauf es mir bei meiner Untersuchung hauptsächlich ankam, mit Sicherheit zu beobachten. Das Ergebnis derselben war rein negativ und bewies meine an den Präparaten gemachte Vermuthung. Auch an den Schnitten, in die ich die Blastula zerlegte, konnte ich nichts bemerken, was eine Differenzirung von Mesodermzellen wahrscheinlich gemacht hätte. Es kommt oft vor, dass einzelne Zellen des vegetativen Poles tief in die Furchungshöhle hineinragen und dadurch ein flaschenförmiges Aussehen gewinnen (Taf. XXV, Fig. 1 und 2). Sie sind jedoch von keiner Bedeutung, da sich ihre Form aus dem ganzen Verlauf der Blastulabildung ergiebt. Wenn die Blastula von *Paludina* auch als echte

Blastula bezeichnet werden muss, so nähert sie sich in Folge ihrer spaltförmigen Furchungshöhle doch schon stark der Sterroblastula. Niemals schnüren sich aber von den erwähnten Zellen Mesodermelemente ab.

Fig. 1, Taf. XXV führt uns die eben beschriebenen Verhältnisse vor Augen. Eine größere vegetative Zelle springt weit in die Furchungshöhle hinein. Letztere hat eine excentrische Lage, da eben einige Zellen des vegetativen Poles weit in dieselbe hineinragen. Ihre relative Kleinheit kann nicht, wie wir sehen, auf Anhäufung von Nahrungsdotter zurückgeführt werden, sondern auf die Breite und Länge der einzelnen Blastomeren selbst, welche von allen Seiten gegen das Centrum hin in die Furchungshöhle hineinragen. Der Größenunterschied der einzelnen Zellen ermöglicht eine Bestimmung der beiden Pole. Zumeist ließ sich beobachten, dass der vegetative Pol sich etwas durch seine dunklere Färbung auszeichnete und als solcher schon äußerlich zu erkennen war. Die Zahl der Blastomeren ist keine große, da sehr wenig Dotter vorhanden ist. *Aplysia*, *Neritina*, *Nassa* etc. haben auf ihren Blastulastadien bedeutend mehr Zellen als *Paludina* und andere dotterarme Formen.

Eine weitere Differenzirung der Blastula macht sich im Verein von fortschreitenden Zelltheilungen durch eine Abplattung des vegetativen Poles bemerkbar (Fig. 2), wodurch letzterer weiterhin für die Orientirung kenntlich wird. Diese Abflachung leitet die Invagination ein. Bliebe jedoch die Furchungshöhle so klein, wie sie in der Blastula (Fig. 1) vorhanden ist, so würde eine Einstülpung schon aus mechanischen Gründen unmöglich sein. In der That dehnt sich das Blastocöl aus, wodurch aber doch keine größere Höhlung zur Geltung kommt, denn mit der Ausdehnung hält die Einstülpung der vegetativen Hälfte gleichen Schritt (Fig. 2 und 3). Zugleich mit der Erweiterung der Furchungshöhle dehnen sich auch die seitlichen Partien der Blastula aus; ihre Zellen werden dadurch niedriger und etwas breiter. Der Einstülpungsprocess geht rasch vorwärts, und während vorher die Größenzunahme der Furchungshöhle den Fortgang der Invagination überwog, gewinnt schließlich letzterer die Oberhand; die beiden Blätter, Entoderm und Ektoderm, so können wir sie jetzt wohl schon nennen, legen sich dicht an einander und verdrängen die Furchungshöhle bis auf kleine Reste, welche sich zwischen den einzelnen Zellen erhalten (Fig. 3 und 4).

Die junge Gastrula (Fig. 3) hat, von der Fläche gesehen, eine

mützenförmige Gestalt, welche durch die geringe Tiefe der Einstülpung bedingt wird; ihre seitliche Ansicht zeigt uns ein nierenförmiges Bild. Wenn man den Rand der umgeschlagenen Keimschicht als Urmund bezeichnen will, so hat dieser naturgemäß eine große Weite und ist etwas oval oder beinahe kreisrund geformt. Durch Wachsthum und weitere Zelltheilungen strebt die Gastrula danach, die kugelige Gestalt wieder zu erlangen, welche die Blastula besaß. Die Ränder biegen sich allseitig mehr und mehr zusammen, der Urdarm vertieft sich, und der Keim wird glockenförmig.

Bemerkt muss werden, dass der Blastoporus durch diese Verengerung immer noch etwas seine ursprüngliche Form beibehält und nicht ganz spaltförmig wird. Ferner liegt er genau dem Apicalpol gegenüber. Die abgebildeten Stadien Fig. 3—6 vergegenwärtigen den eben beschriebenen Process. Auf Fig. 6 hat die Gastrula ihre höchste Ausbildung erreicht. Sie ist beinahe kugelförmig und der Blastula in der äußeren Form sehr ähnlich. Eine Differenzirung der Ektodermzellen, durch welche bereits die künftigen Zellen des Velums charakterisirt wären, ist noch nicht vorhanden. Die Furchungshöhle hat sich nicht wieder erweitert, sondern verharrt auf dem Standpunkte ihrer früheren Größe. Der Blastoporus hat seine größte Enge erreicht und ist bei oberflächlicher Betrachtung nicht mehr erkennbar. Es war jedoch möglich, auf Schnitten sein Vorhandensein nachzuweisen. Das nächstfolgende Stadium (Fig. 7) zeigt uns bereits seinen Schluss. Bevor ich auf die Verhältnisse des Blastoporus näher eingehen kann, muss ich ein paar Worte über das mittlere Blatt, welches, im Vergleich mit den übrigen Gastropoden, auf dem Gastrulastadium (Fig. 6) in seiner Anlage vorhanden sein sollte, einschieben.

Eingehende Untersuchungen haben mit Sicherheit ergeben, dass bis zu diesem Punkte der Entwicklung weder Urmesodermzellen noch Differenzirungen der beiden Blätter, welche uns einen Hinweis auf die Entstehung des mittleren Blattes geben könnten, vorhanden sind. Schon der ganze Vorgang der Furchung wies darauf hin, dass bei *Paludina* thatsächlich Urmesodermzellen, ob klein oder groß, fehlen, obgleich dieselben bei sehr nahe verwandten Formen gefunden worden sind. Am Ende der Invagination sind nur die beiden primären Keimblätter vorhanden, von einer Anlage des Mesoderms ist nichts zu bemerken.

Ich möchte also besonders hervorheben, dass in der ausgebildeten Gastrula von *Paludina* eine Anlage des

mittleren Blattes nicht vorhanden ist, sondern der Keim nur aus dem primären Ektoderm und Entoderm besteht.

Diese Behauptung ist nicht neu, denn alle Beobachter, welche die Entwicklung der *Paludina* genauer studirt haben, sind zu der Überzeugung gekommen, dass in der Gastrula Mesodermzellen nicht vorhanden sind. Bütschli (4) konnte ebenfalls in der Gastrula keine Mesodermzellen auffinden und beschrieb sie auf einem etwas älteren Stadium. v. Erlanger (6) bestätigte diese Befunde, kam aber dann zu einer vollständig abweichenden Auffassung über die Entstehung des Mesoderms. Jedenfalls aber stimmen beide Autoren darin überein, dass Mesodermelemente nicht auffindbar waren.

Es ist mir jetzt hauptsächlich darum zu thun, die beiden übereinstimmenden Angaben Bütschli's und v. Erlanger's zur Unterstützung meines soeben ausgesprochenen Satzes über das Fehlen des Mesoderms in der vollendeten Gastrula herbeizuziehen. Während jene Resultate an Totalpräparaten gewonnen werden, habe ich, wie aus den Abbildungen zu ersehen ist, verschiedene Gastrulastadien in Schnittserien zerlegt, so dass die sich ergänzenden Beobachtungen beiderseits einen sicheren Beweis liefern, und kein Zweifel über das Fehlen des Mesoderms aufkommen kann.

Es muss jedoch erwähnt werden, dass Blochmann (2) bei seiner Untersuchung über den Verbleib des Blastoporus in einer Gastrula kleine Urmesodermzellen, die in der Nähe des Blastoporus liegen, zeichnet; indessen sind seine Angaben zu unbestimmt, als dass wir ihnen viel Werth beimessen könnten.

Vergleichen wir mit diesem eben beschriebenen Verhalten dasjenige anderer Gastropoden oder in weiterer Ausdehnung der Mollusken überhaupt, so bemerken wir, dass das Auftreten des Mesoderms in Gestalt von zwei Urmesodermzellen, die bereits im Verlauf der Furchung abgeschnürt werden, im Allgemeinen für die Mollusken und speciell für die Gastropoden als typisch gelten kann.

Zumeist treten Urmesodermzellen frühzeitig bei Formen mit reichlichem Nahrungsdotter auf, während sich ihre Bildung im entgegengesetzten Fall verzögert und oft in anderer Weise verläuft. Schon die Zellen des Ektoderms und Entoderms stehen in Hinsicht auf ihre Zahl und Größe in einem gewissen Verhältnis zum Nahrungsdotter. So ist z. B. bei reichlicher Menge desselben die Zahl der Ektodermzellen sehr groß. Sie sind dem zufolge aber auch entsprechend klein (*Aplysia*, *Neritina*, *Umbrella*, *Nassa* etc.). Das umgekehrte Verhalten findet sich beim Fehlen des Nahrungsdotters.

Gewöhnlich findet nun bei diesen Species mit großer Blastomerenzahl auch ein frühzeitiges Auftreten von typischen Urmesodermzellen statt, obgleich dieses Verhalten nicht in allen Fällen zu konstatiren ist. Ist jedoch die Furchung mehr äqual, sind die Blastomeren weniger zahlreich, so ist auch zumeist die Bildung der Mesodermzellen eine verschiedene und von dem ersten Typus abweichende. Einige Beispiele mögen dieses erläutern.

Eine ursprüngliche Form stellt *Patella* dar, deren Entwicklung ähnlich der von *Paludina* verläuft. Der Dottergehalt ist auch hier gering, und die Mikromeren stehen den Makromeren nicht erheblich an Größe nach. Das Mesoderm entsteht erst in der ausgebildeten Blastula, indem es sich von einer der tief in die Furchungshöhle hineingewucherten Zellen des Entoderms abtrennt. Jedenfalls ist dieser Vorgang gegenüber dem gewöhnlichen Typus ein etwas abweichender.

Auch *Dentalium* hat dotterarme Eier, wodurch die Furchung beinahe äqual verläuft. Das Resultat ist eine Blastula, in der keine Mesodermzellen vorhanden sind. Erst in der Gastrula lösen sich einige Entodermzellen los und wandern in die Furchungshöhle. Die ganze weitere Differenzirung des Mesoderms zeigt ebenfalls etwas Abweichendes. Es wird zwar allgemein eine bilaterale Anordnung desselben angenommen, jedoch ist es sehr fraglich, ob es zur guten Ausbildung von Mesodermstreifen und Cölom kommt, sondern die Streifen scheinen sich früh aufzulösen, und die Vorgänge verwischt zu haben.

Die Furchung der *Amphineuren*, dieser ursprünglichsten Gruppe der Mollusken, weist ebenfalls manche Ähnlichkeit mit der von *Paludina* auf. Die Eier von *Chiton* sind nach KOWALEVSKY dotterarm, und die Furchung verläuft dem zufolge ziemlich äqual. Der betreffende Beobachter hat bei dieser Form Urmesodermzellen beschrieben, die jedoch, und darauf möchte ich bei allen hier erwähnten Fällen besonders hinweisen, im Verhältnis zu dotterreichen Formen länger im Entodermverbande liegen bleiben und selbst bei ihrem Hineinrücken noch für eine ganze Zeit mit ihren Spitzen darin stecken.

Es ist bemerkenswerth, dass bei diesen drei ursprünglichen Formen, deren Furchung und Keimblätterbildung große Übereinstimmung mit unserer Form aufweist, keine typischen Urmesodermzellen, wie sie manchen Gastropoden mit reichhaltigem Nahrungsdotter zukommen, vorhanden sind. Ebenfalls ist das längere Verweilen

von Mesodermzellen im Zellverbande eines der beiden primären Blätter von Bedeutung für ähnliche, später zu beschreibende Vorgänge in der Paludinenentwicklung.

Die betreffenden, bis jetzt geschilderten Vorgänge der Furchung bis zur vollendeten Gastrula geben folgendes abschließende Bild:

1) Die Furchung verläuft beinahe äqual.

2) Eine Furchungshöhle ist, wenn auch nur als Spalt, vorhanden.

3) Es findet eine Abflachung der Blastula am vegetativen Pol und eine darauffolgende Invagination statt.

4) In der vollendeten Gastrula sind keine Urmesodermzellen vorhanden.

5) Der Blastoporus ist stark verengt.

II. Der Schluss des Blastoporus und die Entstehung des Afters.

Die Verhältnisse des Blastoporus zum definitiven Mund und After sind schon vielfach Gegenstand der Beobachtung gewesen. Selten finden sich jedoch so viele Widersprüche und verwirrende Ansichten wie gerade bei den Gastropoden. Die Kleinheit und Undurchsichtigkeit der Embryonen erschwert die Beobachtung sehr, so dass bei den schwierigen Untersuchungen über die Umbildungen des Urmundes oft Täuschungen unterlaufen können. Ist es möglich, die betreffenden Embryonen genau zu orientiren, so muss man sie in Schnittserien zerlegen. Ich schicke diese Bemerkung voraus, da sich meine Beobachtungen hauptsächlich, im Gegensatz zu meinen Vorgängern, auf Schnittserien stützen.

Wir wissen, dass bei den meisten Gastropoden, deren Entwicklung genauer studirt worden ist, der Blastoporus entweder als Rest direkt in den bleibenden Mund übergeht, oder an seiner Verschlussstelle die Ösophagealeinstülpung neu gebildet wird.

Diese beiden Ansichten sind die am besten begründeten, und es würde die Umbildung des Blastoporus bei allen Gastropoden eine ziemlich einheitliche sein, wenn nicht die Verhältnisse einer einzigen Form störend dazwischenträten. Es ist dieses gerade *Paludina*, bei der der Verbleib des Urmundes von verschiedenen Beobachtern in ganz entgegengesetzter Weise gedeutet worden ist.

Im Jahre 1875 untersuchte Ray Lankester (19) einige Entwicklungsstadien von *Paludina* und meinte, dass vielleicht bei dieser Schnecke der Blastoporus direkt in den After übergehen möchte. Er ließ jedoch auch die Möglichkeit offen, dass der Urmund sich

für eine kurze Zeit schlösse, und der After sekundär neu gebildet würde. Fernerhin gelangte dieser Forscher zu dem Resultat, dass der bleibende Mund nicht in Beziehung zum Blastoporus zu setzen sei.

Ein Jahr später folgte abermals eine Untersuchung RAY LANKESTER's (20), welche sich speciell mit der Blastoporusfrage der *Paludina* beschäftigte. In dieser Abhandlung hielt der Verfasser seine früheren Behauptungen aufrecht und sprach nun mit Sicherheit den Satz aus, dass bei *Paludina vivipara* der Blastoporus direkt in den definitiven After übergehe.

Nur wenig später als diese letztgenannte Schrift erschien eine Abhandlung BÜTSCHLI's (4), die die Resultate, welche RAY LANKESTER in Bezug auf den Blastoporus gewonnen hatte, mit geringen Abweichungen bestätigte, ohne dass jedoch BÜTSCHLI von den RAY LANKESTER'schen Befunden beeinflusst war.

Man hätte nun der Ansicht sein können, dass an dieser von zwei Forschern gemachten Beobachtung nicht zu zweifeln wäre, wenn nicht ein Jahr später RABL (25) gerade zu den entgegengesetzten Ansichten gekommen wäre. Die nähere Ausführung seiner Behauptung legte der Verfasser (26) einige Jahre später in einer mit Abbildungen versehenen kleineren Schrift nieder.

Ich habe unten weiter noch näher auf die Beobachtungen RABL's zurückzukommen, so dass eine sofortige Wiedergabe derselben nicht von Vortheil sein würde. Es mag jedoch gleich hier erwähnt werden, dass RABL bemüht gewesen ist, die betreffenden Verhältnisse genau so darzustellen, wie er sie thatsächlich gesehen hat; seine Abbildungen sind durchaus nicht schematisirt, sondern entsprechen genau, wenn man von einigen Unregelmäßigkeiten in den Zeichnungen der jüngsten Stadien absieht, den natürlichen Objekten.

Die Angaben RABL's brachten die Beobachtungen LANKESTER's und BÜTSCHLI's ins Wanken, und der Letztere nahm alsbald, um dieselben zu stützen, die Untersuchung über diesen Gegenstand abermals auf. Durch BLOCHMANN (2) wurden diese Untersuchungen sorgfältig fortgesetzt, und zwar gelangte BLOCHMANN zu demselben Resultate und behauptete ebenfalls den direkten Übergang des Blastoporus in den After.

Vor nicht allzulanger Zeit, im Jahre 1891, wurde die ganze Entwicklung der *Paludina vivipara* durch v. ERLANGER (6) studirt, und dieser Forscher berücksichtigte nochmals die Blastoporusverhältnisse, wenn auch nicht in eingehender Weise.

Wie ich zeigen werde, entsprechen die Auffassungen v. ERLANGER's

über die Bildung des Mesoderms nicht dem wirklichen Sachverhalt, und da die bewusste Umbildung des Blastoporus in den After ebenfalls in diesen Zeitpunkt der Embryonalentwicklung fällt, so musste ich auch diese Angaben einer Kontrolle unterwerfen.

Es ergab sich, dass die abgebildeten Stadien in Folge ihrer ziemlich schematischen Behandlung nicht recht mit den von mir gegebenen Schnitten zu vergleichen sind. Weiterhin ist jedoch in dieser Arbeit weniger Gewicht auf die Beobachtung, wie sich der Blastoporus in seiner Entwicklung verhält, gelegt worden. Im Übrigen hält auch v. Erlanger an der Ansicht fest, dass der Blastoporus direkt in den After übergeht.

Über die einzelnen Verschiedenheiten der erwähnten Abhandlungen werde ich noch sprechen, wenn ich bei der folgenden Klarlegung meiner Beobachtungen dieselben berühren muss.

Ein Mangel macht sich an den Arbeiten aller früheren Beobachter bemerkbar, indem sie ihre äußerst schwierig zu beobachtenden Resultate nicht vermittels Schnitte kontrollirt haben. Wer sich mit der Gastropodenentwicklung näher beschäftigt hat, weiß, wie undurchsichtig die Embryonen sind, und dass es selbst an den besten Totalpräparaten und mit der ausgezeichnetsten Beleuchtung mitunter nicht möglich ist, ein sicheres Resultat aus den Beobachtungen zu ziehen.

Nun sieht man fernerhin aus den sich direkt widersprechenden Angaben der besten Beobachter, dass *Paludina* ebenfalls der Klarlegung ihrer Verhältnisse große Schwierigkeiten bereitet, obgleich die Embryonen, mit denen anderer Gastropoden verglichen, noch als ziemlich durchsichtig bezeichnet werden müssen. Aber es muss trotzdem behauptet werden, dass sich manche Feinheiten, wie z. B. die außerordentliche Enge des Blastoporus auf Fig. 6 nur sehr schwer, wenn überhaupt, mit Sicherheit ohne Schnittmethode erkennen lassen. Ich halte die Schnittmethode zur Gewinnung befriedigender Resultate für unsern Zweck für nöthig und habe dieselbe (natürlich bei gleichzeitigem Studium der Totalpräparate) in der ausgiebigsten Weise angewandt, woraus sich wohl zum größeren Theil die Abweichungen meiner Ansichten von denen früherer Beobachter erklären lassen.

Ich glaube, dass durch meine Abbildungen der Fig. 1, 2 und 3 deutlich gezeigt wird, dass thatsächlich die Blastula eine, wenn auch nur geringe Furchungshöhle besitzt, entgegengesetzt den Angaben Bütschli's und Blochmann's, die dieselbe in Abrede stellen, während

RAY LANKESTER und RABL das Vorhandensein einer solchen bereits bestimmt vertreten hatten.

Sie ist am kleinsten in den jüngeren Blastulae, weitet sich dann immer mehr aus und erreicht ihre größte Ausdehnung, wenn der vegetative Pol sich abzuflachen beginnt und damit den Anstoß zur Invagination giebt. Durch dieselbe kommt dann freilich eine beinahe vollständige Verdrängung der Höhlung zu Stande.

Kurz nach der Invagination besitzt die junge Gastrula eine, von der Seite gesehen, nierenförmige Gestalt (Fig. 3), während sie in der Polansicht mützenförmig aussieht. Nach RABL soll die eingestülpte, vegetative Partie, welche auf diesem Stadium ungefähr aus zwölf, dunkelgelb gefärbten Zellen besteht, als eine Zusammensetzung aus zehn Entoderm- und zwei Mesodermzellen zu betrachten sein, wie der Beobachter aus der Ähnlichkeit mit *Planorbis* (25) schließen zu dürfen glaubte. Mit dem Fehlen des Mesoderms in der Gastrula fällt diese Ansicht von selbst fort.

Der Urdarm ist nur ganz wenig tief, da sich in Folge der geringen Weite der Furchungshöhle die vegetative Hälfte der Blastula nur wenig hat einstülpen können. Dem zufolge ist der Blastoporus sehr groß, fast so groß wie die ganze Peripherie der Gastrula. Er ist ein wenig oval, wenn auch nicht bedeutend, sondern ungefähr so wie ihn BLOCHMANN in seiner Fig. 38 gezeichnet hat (*I*), welche ein etwas älteres Stadium als das von mir beobachtete darstellt.

Die weitere Ausbildung dieser flachen, mützenförmigen Gastrula geht nun dahin, dass durch Entgegenwachsen der weiten Urmundränder eine solche von glockenartiger bis nahezu kugelförmiger Gestalt entsteht. Durch diesen Process verengert sich der Blastoporus immer mehr, wie auf den Abbildungen Fig. 3—6 deutlich zu sehen ist. Ob er sich aber durch ein gleichmäßiges Vorwachsen seiner Ränder verengert, oder ob die Verengerung von einer Seite vor sich geht und ein Punkt des Blastoporus immer seine ursprüngliche Lage beibehält, konnte ich eben so wenig feststellen wie BLOCHMANN, welcher ebenfalls keine Klarheit über diesen schwierig zu beobachtenden Punkt erlangte. Es ist, da *Paludina* lebendiggebärend ist, nicht möglich, die Entwicklung Schritt für Schritt an demselben Objekte zu verfolgen, sondern man ist auf die Kombination der erhaltenen Stadien angewiesen, durch welche es mir aber nicht gelang, den allmählichen Vorgang der Verengerung festzustellen.

Ich möchte mich wohl der Ansicht zuneigen, dass eine Stelle

des Blastoporus, und zwar die, welche am späteren Hinterende des Embryos liegt, vorläufig offen bleibt, und das Zusammenlegen der Ränder nach diesem Punkte zu erfolgt.

Wie BLOCHMANN angiebt, findet Ähnliches (d. h. eine Verengerung des Blastoporus nach einem fixirten Punkte zu) bei *Aplysia*, sowie auch bei den Pulmonaten und einigen anderen Formen statt. Es muss indess an dieser Stelle hervorgehoben werden, dass bei den eben erwähnten Formen auch der Mund bleibende Beziehungen zum Blastoporus besitzt, was bei *Paludina* ja nicht der Fall ist. Jedenfalls wird der Urmund nie wahrhaft schlitzförmig wie bei *Planorbis*, *Limnaeus* und *Bythinia*, welche mit *Paludina* nahe verwandt ist, sondern seine Öffnung bleibt vorläufig noch immer oval, der Kreisform aber sehr genähert. Die Verhältnisse sind fast genau so, wie sie BLOCHMANN in seinen Abbildungen auf Taf. XXI in den Fig. 38 bis 41 darstellt.

Als wichtig muss jedoch hervorgehoben werden, dass der Blastoporus, nachdem er bereits stark verengt ist, nicht mehr kreisrund resp. oval ist, sondern in eine geringe Spitze ausgezogen erscheint. Vorn und hinten lässt sich aber an unserem Keime nicht unterscheiden, so dass es also auch nicht möglich war zu bestimmen, ob die erwähnte Spitze nach der künftigen Ventralfläche zeigte, was man jedoch, als dem gewöhnlichen Verhalten entsprechend, annehmen könnte.

Sowohl mit RAY LANKESTER wie mit BLOCHMANN stimme ich darin überein, dass der Urmund bis zu einer weit fortgeschrittenen Verengerung seine schwach ovale Gestalt beibehält und keineswegs ein Verhalten zeigt, wie es RABL in seiner Abhandlung annimmt. Nach ihm legen sich die Ränder des schlitzförmigen Blastoporus an einander, verschmelzen von hinten nach vorn bis auf eine Öffnung am vorderen Körperende, welche später auch noch zum Schluss gelangt, an deren Stelle aber der definitive Mund gebildet wird. Die Verschlusslinie des Gastrulamundes (die Gastrularaphe) ist als nahtähnliche Linie längere Zeit erkennbar.

Dies ist nicht anzunehmen, wie aus den Untersuchungen RAY LANKESTER's und BLOCHMANN's, die durch meine Beobachtungen nach dieser Seite hin gestützt werden, zur Genüge hervorgeht. Zur Zeit, wenn das künftige Hinterende des Embryos noch deutlich die Blastoporusöffnung zeigt (Fig. 6), ist an der ganzen Ventralseite auch nicht die geringste Spur einer Spalte oder »Raphe« vorhanden. Der Schluss erfolgt sehr wahrscheinlich durch allmähliches Zusammen-

treten und Verwachsen der Ränder. Auch kann kein Zweifel sein, dass dieser Process nach dem Hinterende zu fortschreitet; jedenfalls nie umgekehrt, d. h. von hinten nach vorn.

Eben so ist die Ansicht RABL's, dass die Verwachsung durch schlitzförmiges Zusammenlegen der Ränder erfolge, als nicht wahrscheinlich anzusehen. Jedenfalls liegt die Möglichkeit nahe, dass RABL, obgleich er sich schon von vorn herein energisch dagegen verwahrt, vorn und hinten verwechselt haben könnte, was durchaus sehr leicht geschehen kann, denn eine wirkliche Differenz in der Färbung der Gastrula ist bei *Paludina* nicht vorhanden, eine Bestimmung von vorn und hinten, so weit ich feststellen konnte, also noch gar nicht möglich.

In meiner weiteren Ausführung muss ich mich mehr an die Darstellungen BLOCHMANN's halten, da dieselben einer genaueren Kritik bedürfen als die RABL's, mit dem ich jetzt in seinen weiteren und wichtigsten Befunden übereinstimme.

Wir sahen im Laufe unserer Betrachtung, dass sich der Urmund der beinahe kugelförmigen Gastrula immer mehr verengerte und sich schließlich nur noch als ganz geringe Öffnung, welche ich nur an Schnitten nachzuweisen im Stande war, vorfand (Fig. 6).

Der Keim wächst jetzt nach hinten aus. Der obere Theil gewinnt eine hellere Beschaffenheit, während das Hinterende dunkler an Färbung und kurz abgestumpft ist. Es lassen sich jetzt zum ersten Male das künftige Vorder- und Hinterende des Embryos sowohl nach der Gestalt wie Färbung genau bestimmen. Auf diesem wichtigen Stadium (Fig. 7) hat sich der Blastoporus geschlossen. Weder an Präparaten noch auf Schnittserien ist die geringste Kommunikation zwischen Urdarm und Außenwelt zu erkennen, sondern das Entoderm liegt als allseitig geschlossener Sack in der Furchungshöhle. Eine seichte Einsenkung am hinteren Körperende kündet noch die Stelle an, an der der Verschluss stattgefunden hat. Ich habe mich auf einer ganzen Reihe von Schnitten, die ich auch zum Studium der Mesodermbildung anfertigen musste, sicher von dem Schluss des Blastoporus überzeugt. Gleichzeitig beginnt der Process der Mesodermbildung.

Wie verhält sich nun meine Beobachtung zu denen anderer Autoren?

Mit RABL stimme ich, wie schon erwähnt, in dem letzten Punkt vollständig überein. Auch er fand auf diesem Stadium weder Blastoporus noch After, und durch meine jetzt gewonnenen Resultate

an Schnittserien wird diese Ansicht unterstützt. Auch an meinem Stadium (Fig. 7) macht sich zum ersten Male die Anlage des Velums (*V*) bemerkbar.

Aus dem Fehlen der Abbildungen dieser Stadien in den Arbeiten von RAY LANKESTER und BLOCHMANN möchte man schließen, dass die Autoren dieselben nicht zu Gesicht bekommen haben. Auf ihnen erfolgt jedoch gerade der Schluss des Urmundes.

Der Kritik RABL's, die LANKESTER'schen und BÜTSCHLI'schen Abbildungen betreffend, habe ich nichts Weiteres hinzuzufügen. Dann genügt ein einfacher Blick auf die von BLOCHMANN gegebenen Stadien, um auch hier zu sehen, dass zwischen seiner Fig. 41 und 42 mindestens ein Stadium fehlt.

Nach meiner Ansicht ist dann auf dem Stadium Fig. 44 seiner Taf. XXI der After bereits aufgetreten, und was der Verfasser noch für den Blastoporus hält, ist thatsächlich schon der After. Derselbe wird von Ektodermwulstungen eingeschlossen, so dass er etwas in das Innere des Embryos verlagert, und seine Wandung damit für eine kleine Strecke ektodermal wird. Ein wahrhaftes Proktodäum wird nicht gebildet, sondern der spätere Enddarm ist entodermaler Natur. Die Velarzellen der betreffenden Abbildung (Fig. 43) sind überdies schon mit Wimpern versehen, was auf den Embryonalstufen, die noch den Blastoporus besitzen, nicht der Fall ist.

Dann scheint abermals ein Sprung in der Aufeinanderfolge der Figuren BLOCHMANN's stattzufinden, denn zwischen Stadium 44 und 45, welches letztere bereits die Anlage der Ösophagealeinstülpung und eine hohe Differenzirung des Urdarmes wie auch des Mesoderms zeigt, liegen sicher einige ausgelassene Stadien.

Indessen sind sie für uns nur von untergeordneter Bedeutung, da bei ihnen schon ein After vorhanden ist. Es sollte durch das nähere Eingehen auf die Resultate der angeführten Arbeit nur gezeigt werden, dass die Reihenfolge der Abbildungen keine geschlossene ist, sondern durch fehlende Stadien unterbrochen wird.

Vereinigt man die erste Hälfte der Untersuchung BLOCHMANN's (bis zur Fig. 41) mit der zweiten der von RABL geschilderten Verhältnisse, so bekommt man ein ungefähr natürliches Bild von den Umbildungen des Blastoporus im Verlaufe seiner Entwicklung. Jedenfalls besitzt RABL das Verdienst, den Schluss des Blastoporus zuerst erkannt zu haben.

Bei meinen Untersuchungen konnte ich mit Sicherheit konstatiren, dass der Urdarm, so lange der Schluss des Blastoporus dauert,

als allseitig geschlossener Sack in der Furchungshöhle liegt. Wir sehen auf Schnitten in Ergänzung zu den Bildern BLOCHMANN's die allmähliche Verengerung des weiten Blastoporus (Fig. 3—6). Auf Fig. 7 und den folgenden ist derselbe geschlossen, und zwar gerade zu der Zeit, in der die Bildung des Mesoderms vor sich geht. Einige Stadien später tritt der After an der Schlussstelle des Blastoporus auf (Fig. 14 und 15). Er entsteht durch Verschmelzung der Ekto- und Entodermschicht; erstere bildet an dieser Stelle eine leichte Einsenkung nach innen zu. Zur Zeit seines Auftretens besitzt der Embryo eine ventrale Mesodermschicht, und das Velum ist mit Wimpern versehen.

Für das wichtigste Resultat meiner Untersuchung über den Blastoporus bei *Paludina* halte ich den Nachweis, dass derselbe sich schließt und der After sekundär gebildet wird. *Paludina* tritt damit aus ihrer Ausnahmestelle heraus und schließt sich den anderen Gastropoden an. Immerhin ist zu bemerken, dass nicht wie gewöhnlich die vordere, sondern die hintere Partie des Blastoporus die persistirende ist und in so fern die früheren Beobachter auch von mir bestätigt werden.

Noch ein kurzes Wort über das Verhältnis des definitiven Mundes zum Blastoporus. Wie wir gesehen haben, geht der bleibende Mund sicher nicht aus dem letzten Rest des Urmundes hervor, denn an der Stelle, wo er sich bildet, nämlich dicht unter dem Velum, ist, so lange der Blastoporus besteht, nicht die geringste Naht, viel weniger Einsenkung zu sehen. Es ist jedoch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass der bekanntlich sehr weite Blastoporus ursprünglich die ganze spätere Ventralfläche des Keimes eingenommen hat, so dass also doch derselbe in gewisse Beziehungen zum bleibenden Mund gebracht werden kann. Dieselben sind jedoch nie so innig zu nennen wie bei anderen Gastropoden.

Auffällig kann es erscheinen, dass der After bedeutend früher als der Mund auftritt. Berücksichtigt man jedoch, dass der Keim von *Paludina* sehr dotterarm ist, so werden diese Abweichungen nicht befremdlich erscheinen. Der Urdarm kann nicht lange geschlossen bleiben, da ihn der Embryo zur Nahrungsaufnahme nöthig hat. Die Bildung des Stomodaeums als tiefe ektodermale Einstülpung währt eine lange Zeit; es ist darum sehr wünschenswerth, eine Kommunikation mit der Außenwelt herbeizuführen, und es findet durch einfache Verlöthung der beiden Epithelien der Durchbruch des Afters statt. Durch die Öffnung dringt dann das den

Embryo umgebene Eiweiß in den Hohlraum resp. Urdarm ein und führt dem Keime die nöthige Nahrungsmenge zu, ohne dass er die geringsten Anstrengungen (Schluckbewegungen etc.) zur Aufnahme derselben zu machen hätte. Merkwürdig ist jedoch immerhin die Aufnahme der Nahrung durch den definitiven After. Ich möchte an dieser Stelle nochmals speciell auf dieses seltsame Verhalten hingewiesen haben.

Rabl (25) hebt hervor, dass der mehr oder minder reichliche Nahrungsdotter einer Form in ihrer ganzen Entwicklung Abweichungen hervorrufen könne. Ich möchte mich dieser Ansicht für *Paludina* anschließen. Bereits für die abweichende Bildung des Mesoderms haben wir den Mangel des Dotters in Rechnung gezogen. Eben so scheint der späte Schluss des Urmundes und die frühzeitige Entstehung des Afters darauf zurückzuführen zu sein.

Auf Grund der Resultate kann man nach den gegebenen Ausführungen folgende, kurzgefasste Formulirung aufstellen:

1) Der etwas ovale Blastoporus schließt sich von vorn nach hinten, ohne jedoch schlitzförmig zu werden.

2) Der After wird sekundär neugebildet; es findet also kein direkter Übergang des Blastoporus in den After statt.

3) Der After tritt an der Stelle auf, an der sich der letzte Rest des Urmundes geschlossen hat.

III. Die Entstehung des Mesoderms.

Wir sind im Verlauf der bis jetzt betrachteten Entwicklung immer bemüht gewesen, das Mesoderm bei seinem ersten Auftreten zu konstatiren. Manche eingehendere Berücksichtigung einzelner Stadien geschah nur zu diesem Zwecke, und es war uns die Möglichkeit gegeben, genau festzustellen, dass in der vollendeten Gastrula noch nicht die geringste Spur von Mesodermzellen zu finden war.

Obgleich wenig Hoffnung vorhanden war, versuchten wir Anfangs, ob nicht vielleicht im Verlauf der Furchung eine Differenzirung von Urmesodermzellen zu konstatiren sei, aber vergeblich, der Erfolg war rein negativ. Um ganz sicher zu gehen, gebrauchten wir bei etwas älteren Stadien die Schnittmethode, da die Keime zu undurchsichtig waren, um eine genaue Beobachtung zu gestatten. Auch hier konnte kein Mesoderm beobachtet werden. Die ganze Invagination ging vorüber; die flache Gastrula näherte sich mehr und mehr ihrer definitiven Gestalt; der Blastoporus wurde immer enger, und keine Zelle trat in die leere Furchungshöhle, um die

Stammzelle des mittleren Blattes zu bilden. Die Gastrula besitzt bis an ihr Ende nur die beiden primären Keimblätter.

Wir wollen nun sehen, auf welche Art und Weise das sekundäre Blatt, das Mesoderm, seinen Ursprung nimmt. Bei der Besprechung des Urmundschlusses hatten wir bereits einige ältere Stadien oberflächlich kennen gelernt. Wir wollen jedoch nochmals von der ausgebildeten Gastrula (Fig. 6) ausgehen, um die allmähliche Entstehung des Mesoderms festzustellen.

Obgleich bei den meisten Gastropoden das mittlere Blatt frühzeitiger als bei *Paludina* auftritt, so ist das Verhalten dieser Form nicht außergewöhnlich, denn es giebt viele Formen, die ein spätes Auftreten des Mesoderms aufweisen.

Die bekanntlich nahezu kugelförmige Gastrula hat nach ihrer Vollendung eine mehr längliche Form angenommen, so dass neben der bereits vorhandenen Primärachse, welche vom Apicalpol nach dem Protostompol zieht, eine zweite, auf ihr senkrecht stehende Dorsoventralachse festzustellen ist. Eine Verschiebung der ersteren hat noch nicht stattgefunden; sie tritt jedoch bald auf. Das Protostoma hat sich langsam geschlossen, und nur eine kleine, rinnenartige Vertiefung des Ektoderms am abgeplatteten vegetativen Pole lässt seine frühere Lage erkennen. Diese längliche Form und das kurz abgestumpfte Hinterende des Embryos sind für ihn sehr charakteristisch und erleichtern sowohl seine Altersbestimmung, wie auch seine Orientirung. Kein späteres Stadium zeigt dieses typische Aussehen; die Embryonen sind dann zumeist mehr breiter und in der Länge zusammengedrückt. Zum ersten Male lassen sich Vorder- und Hinterende schon rein äußerlich unterscheiden. Die obere Partie der längsgestreckten Larve ist etwas heller gefärbt als die untere, welche einen gelblichen Ton besitzt. Dieser wird am Äquator des Embryos schwächer und geht ganz allmählich in eine hellere Färbung über. Der gesammte obere Theil wird später zum präoralen Abschnitt der Larve, wie die nachfolgenden Stadien lehren. Betrachten wir den Längsschnitt eines solchen Embryos, so tritt uns sofort die histologische Differenzirung des oberen oder präoralen Theiles entgegen (Fig. 7). Die Zellen sind größer als die übrigen des äußeren Blattes und auch in ihrer Struktur weichen sie von ihnen ab. Das Plasma ist nicht so stark granulirt, wodurch die Zellen schon an und für sich heller werden. Außerdem wird durch reichliche Vacuolenbildung, welche, wie bei anderen Gastropoden, das Bezeichnendste für diese Zellen bildet, das weitmaschige Netz

ganz an die Zellenwand gedrückt, so dass die Zellen durchsichtig und blasig werden. Mit der Verschiebung des Plasmas hat auch der Kern seine Lage geändert und ist zumeist stark excentrisch verlagert.

Alle diese beschriebenen Eigenschaften der präoralen Partie zeigt ein Kranz einer Doppelreihe derselben im verstärkten Maße. Betrachtet man unser Stadium, so fallen rechts und links, ungefähr in der Mitte der Larve, je zwei Zellen auf (*V*), welche noch größer und heller als die vorher genannten Zellen sind, aber sonst sich von ihnen vorläufig nur in einigen unwesentlichen Punkten unterscheiden. Beim Überblicken der abgebildeten Stadien ist sofort zu ersehen, dass bereits so frühzeitig die Anlage des präoralen Wimperkranzes (Velum) vorhanden ist. Wenn den Velarzellen auch noch die Wimpern fehlen, so verrathen sie durch ihre Lage ihre künftige Bestimmung. Ihre Kerne sind gegenüber denen der übrigen Zellen intensiv hell und groß. Es ist nicht richtig, wenn man behaupten wollte, dass auf diesem jungen Stadium das werdende Velum vollständig äquatorial gelegen sei, denn betrachtet man das Verhältnis seiner Lage zur Längsachse des Keimes, so ist es augenscheinlich, dass die rechts gelegenen beiden großen Zellen etwas tiefer liegen als ihre linken Schwestern. Wie sich aus der späteren Entwicklung ergiebt, ist die genannte rechte Seite gleich der Dorsalfläche unseres Embryos, während links später ventral wird. Das ganze Velarfeld liegt demnach nicht äquatorial, sondern, schon seine spätere Wanderung andeutend, etwas dorsal. Im Gegensatz zu den feingranulirten, vacuolenreichen Zellen des präoralen Abschnittes und des Velums sind diejenigen der unteren Partie protoplasmareicher. Sie sind ferner nicht ganz so hoch, vielmehr ist die Epithelschicht aus kubischen Zellen zusammengesetzt. Dieselben schließen eng an einander und bilden schon eine ganz gute Epithelschicht, nur auf der rechten Seite, der späteren Ventralfläche, zeigt das Ektoderm keine geradlinige Begrenzung, vielmehr springen einzelne Zellen, auf unserem Stadium nur eine, etwas in die Furchungshöhle vor (Fig. 7).

Wir werden uns mit dieser ventralen Ektodermwand noch näher zu beschäftigen haben, da aus ihr das mittlere Blatt seinen Ursprung nimmt. Bevor wir jedoch auf die Mesodermbildung näher eingehen, müssen wir noch einen kurzen Blick auf die Beschaffenheit des inneren Blattes des Embryos (Fig. 7) werfen. Das Entoderm liegt, da eine Öffnung nach außen nicht mehr vorhanden ist, als geschlossener Sack in der Furchungshöhle, diese nahezu ausfüllend.

Das Blastocoel hat sich nicht stark erweitert, sondern ist, wie in der Gastrula, spaltförmig. Die Zellen der beiden Blätter nähern sich einander an manchen Stellen sehr, jedoch hat eine direkte, innige Berührung derselben nur an der Verschlussstelle des Blastoporus statt (*blp*). Vorläufig unterscheiden sich die Entodermzellen nicht bedeutend von den Ektodermzellen.

Ich habe vorstehend kurz die Charakteristik eines für die Mesodermbildung wichtigen Stadiums geben wollen, möchte jedoch weiterhin auf die beigegebene Figur 7 verweisen. Ich habe mich bemüht, die soeben beschriebenen Zellverhältnisse so getreu wie möglich wiederzugeben.

Ich möchte nun die Aufmerksamkeit des Lesers speciell auf das Verhalten des äußeren Blattes lenken. Während dasselbe beinahe auf allen Seiten ein gut geordnetes Epithel aufweist, macht eine Stelle auf der Ventralfläche, und zwar dicht unter dem Velum, davon eine Ausnahme. An diesem Orte springen die Zellen kuppenartig abgerundet in die Furchungshöhle vor, und es macht ganz den Eindruck, als seien sie im Begriff, ihren Platz im Epithel zu verlassen und auszuwandern. So verhält es sich nun thatsächlich. Die zu betrachtende Zelle (*ms* Fig. 7) hat die umliegenden, sie begrenzenden Zellen zur Seite gedrückt, so dass es aussieht, als ob sie sich zum Heraustreten Platz machen wollte. Ihre Protoplasmamasse ist bereits über den Epithelrand vorgequollen, und sofort haben die Nachbarzellen die durch das nach oben rückende Plasma gebildete Lücke ausgefüllt, so dass das noch im Ektoderm steckende Ende der Zelle entweder spitz zuläuft oder flaschenförmig ausgezogen erscheint. Wie wir auf den folgenden Abbildungen sehen, wird die Zelle nun immer mehr herausgeschoben. Die noch im Epithel steckende Spitze wird immer kürzer, und schließlich liegt die Zelle in der Furchungshöhle, so dass wir ein Recht haben, sie als »Mesodermzelle« zu bezeichnen. So wäre auf dem allereinfachsten und natürlichsten Wege aus einer Ektodermzelle eine Mesodermzelle geworden. Diese werdende Mesodermzelle auf Fig. 7 unterscheidet sich in keiner Weise von den übrigen Ektodermzellen. Sie hat dieselbe Größe und Farbe und die Struktur ihres Inneren gleicht durchaus der anderer Zellen des äußeren Blattes. Gewöhnlich sind die Mesodermelemente etwas heller als die übrigen Zellen des Embryos, was jedoch bei *Paludina* nicht der Fall ist, sondern die Ektodermzelle tritt als Ektodermelement aus und behält als Mesodermzelle noch längere Zeit (ich spreche hier von den jüngsten

Stadien) ihr Aussehen und sogar ihre Gestalt, obgleich das Plasma bald seine bestimmte Form aufgiebt, Fortsätze ausschickt, und die Zelle zu wandern beginnt. Wie die nachfolgenden Stadien sicher beweisen, kann kein Zweifel darüber sein, dass wir es hier mit dem Ursprung des Mesoderms zu thun haben. Es geschieht oft, dass die eine oder die andere der noch undifferenzirten anderen Zellen etwas in die Furchungshöhle vorspringt, aber wir können nach ihrer ganzen Gestalt und Lage sofort verneinen, dass sie in irgend einer Beziehung zur Mesodermbildung steht. Ihr festes Anschließen an die benachbarten Zellen, ihre unten und oben gleiche Breite und ihre eckige Gestalt zeugen dafür, dass nur ihre Größe sie so weit über die anderen hervorragen lässt, und sie nicht die Neigung besitzt auszuwandern. Ganz anders die besprochene Zelle. Sie zeigt ganz die typischen Eigenschaften einer auswandernden Zelle.

Ich möchte hier gleich hervorheben, dass ich natürlich bemüht gewesen bin, dieses Stadium auf die Möglichkeit einer anderen Mesodermbildung zu untersuchen, denn ich habe mich zuerst gesträubt, diese Zellen für das anzuerkennen, wofür ich sie nach ihrer Lage und weiteren Differenzirung doch halten muss, nämlich für Mesodermzellen. Die weiteren Stadien beweisen jedoch überzeugend, dass wir es hier thatsächlich mit dem Mesoderm zu thun haben, und dass der Ursprung desselben demnach ektodermal ist.

Obwohl ich die Richtigkeit meiner Behauptung durch meine Schnitte für völlig bewiesen erachte, möchte ich doch kurz die Möglichkeit eines anderen Ursprungs ins Auge fassen.

Bei nahe verwandten Formen, z. B. *Bythinia*, sollen Urmesodermzellen vorkommen. Sie sind auch so oft bei Gastropoden gefunden worden, dass an ihrem thatsächlichen Vorhandensein nicht gezweifelt werden kann. Bei *Paludina* kommen sie aber sicher nicht vor. So wenig in der Gastrula Urmesodermzellen vorhanden waren, so wenig findet man sie jetzt. Der ganze Embryo wurde jedes Mal in eine lückenlose Schnittserie zerlegt, aber nie traten Zellen zu Tage, ob in oder außer Epithelverbande, die sich durch ihre Größe und Struktur auffallend ausgezeichnet hätten. War die Möglichkeit, dass Urmesodermzellen vorhanden seien, bereits in der Gastrula sehr schwach, so verschwindet sie vollständig mit der Differenzirung der Ektodermzellen zu Mesodermelementen.

Aber auch die Möglichkeit, dass das Mesoderm durch Auswanderung von Entodermzellen entstehen könnte, kann nicht angenommen

werden, denn nichts deutet im Verlauf der Entwicklung darauf hin, was einer solchen Vermuthung etwas Boden geben könnte. Das Entoderm bildet zu jeder Zeit eine zusammenhängende Zellschicht, die an keiner Stelle Veränderungen, wie ich sie für das Ektoderm beschrieben habe, aufweist. Das Mesoderm ist aber auf diesem Stadium in Gestalt weniger Zellen vorhanden, es muss also doch irgendwo entstanden sein. In der Gastrula fand es sich noch nicht, wie die Schnitte bewiesen; Urmesodermzellen sind bestimmt nicht vorhanden, und eben so kommt es nicht aus dem Entoderm, folglich kann es nur aus dem Ektoderm stammen, und das ist auch in der That, wie wir gesehen haben, der Fall.

v. ERLANGER (6) beschrieb neuerdings einen sehr abweichenden Verlauf der Mesodermbildung. Nach ihm soll sich bei *Paludina* auf einem Stadium, welches kurz nach der vollendeten Gastrula entsteht, aus der ventralen Darmwand ein zweitheiliger Cölomsack ausstülpen. Derselbe schnürt sich später ab, und durch seine allmähliche Auflösung wird das typische Mesenchym gebildet. Dieses Resultat seiner Beobachtung schien geeignet, wenn es zutreffend wäre, einen wichtigen Beitrag zur Aufklärung der Verwandtschaftsbeziehungen der Mollusken zu anderen Gruppen zu liefern. Leider scheint *Paludina*, was diese Verhältnisse betrifft, nicht die geeignete Form für eine derartige Untersuchung zu sein, wie aus meiner Beobachtung, die sich speciell mit der Mesodermbildung der *Paludina* befasst und die im vollständigen Gegensatz zu der von v. ERLANGER gegebenen Auffassung steht, hervorgeht. Es liegt mir durchaus fern, die Verdienste, die sich der Verfasser in verschiedenen anderen Beziehungen durch seine Arbeit erworben hat, zu schmälern. Es kann aber auch keinem Zweifel unterliegen, dass meine Resultate über die frühe Entwicklung, deren Richtigkeit an Schnittserien vielfach genau kontrolirt wurde, in keiner Weise mit denen v. ERLANGER's vereinbar sind. Bedauerlich ist es, dass seine Abbildungen etwas schematisirt sind, wodurch ein Vergleich unserer gegenseitigen Auffassungen sehr erschwert wird. Ich besitze durchaus keine Abneigung gegen Schemata, nur sollte man sie am rechten Ort verwenden; handelt es sich jedoch um einen so wichtigen morphologischen und histologischen Differenzirungsvorgang, wie in unserem Falle, so kann ich nicht umhin, naturgetreue, nicht schematisirte Abbildungen, und wenn möglich, Schnitte direkt zu fordern, wenn das Ergebnis, welches im vorliegenden Falle so stark von früheren Resultaten abweicht, überzeugend sein soll. Ein Cölomsack, wie ihn v. ERLANGER beschreibt,

ist bei *Paludina* nicht vorhanden. Die Entstehung des Mesoderms aus dem äußeren Keimblatt wurde von mir Schritt für Schritt verfolgt und augenscheinlich fehlt mir kein wichtiges Stadium.

Wir haben kurz einige Möglichkeiten, auf welche Art und Weise das mittlere Blatt bei *Paludina* entstehen könnte, besprochen. Obgleich bereits der ektodermale Ursprung als allein richtig hervorgehoben wurde, so war bis jetzt durch das Verhalten der Zelle *ms* (Fig. 7) nur die Möglichkeit dieses Ursprungs demonstrirt, und es liegt mir jetzt ob, den Beweis zu führen.

Es wurde bereits der muthmaßliche Vorgang, wie wohl die Ektodermzelle aus dem Epithel austreten und in die Furchungshöhle hineinrücken könnte, angegeben. Der nächste Schnitt (Fig. 8) bestätigt unsere Vermuthung. Thatsächlich liegt hier eine Zelle beinahe vollständig in der Furchungshöhle und bildet eine Ergänzung zum vorhergegangenen, auf dem die auswandernde Zelle noch ziemlich tief im Ektoderm lag. Obgleich die vorerwähnte Zelle fast in der Höhlung liegt, also nahezu Mesodermzelle ist, scheint sie sehr anschaulich auf den Weg, den sie genommen hat, hinzuweisen. Sie zeigt durch ihre lappenförmigen Fortsätze bereits die Neigung auszuwandern. Ihr Kern erscheint ebenfalls gelappt, was man sonst bei den Kernen der Embryonalzellen von *Paludina* nicht findet, denn selbst diejenigen der Velarzellen sind rund, während sie z. B. bei *Bythinia* sehr oft gelappt erscheinen (Rabl).

Auf dem in Fig. 9 abgebildeten Stadium liegt eine Mesodermzelle ganz in der Furchungshöhle, so dass auf den drei besprochenen Schnitten der Process der Einwanderung in seinen ersten Stadien veranschaulicht ist. Fig. 9 ist in der Entwicklung nicht weiter fortgeschritten als die beiden vorhergehenden Stadien. Die betreffende Mesodermzelle liegt dicht unter dem Velum, eingeklemmt zwischen zwei Zellen, von denen die untere eine gewöhnliche Ektoderm- und die andere eine Velarzelle ist. Dass die Zelle dort gerade ausgetreten ist, kann vermuthet werden, da dieselbe keinen Raum zum Wandern in der spaltförmigen Furchungshöhle besitzt. Daher liegen auch die meisten Mesodermelemente ungefähr in der Mitte der Ventralfläche und nicht in der Nähe des Blastoporus. Sie sind dort liegen geblieben, wo sie entstanden sind. Diese drei Stadien müssten schon nothwendigerweise den Schluss gestatten, dass die Mesodermzellen aus dem Ektoderm austreten, wenn nicht die nachfolgenden Embryonalstufen diesen Process völlig klar erkennen ließen.

Von besonderer Bedeutung ist der beschränkte Entstehungsort

der Zellen, und ich muss ausdrücklich hervorheben, dass immer nur die ventrale Seite des Embryos, unterhalb des Velums, Mesodermzellen austreten lässt.

Verfolgen wir den weiteren Verlauf der Zellauswanderung, so sehen wir auf dem nächstfolgenden Stadium (Fig. 10) bereits eine größere Menge von Mesodermzellen in der Furchungshöhle, welche sich bereits etwas vergrößert hat. Der Embryo selbst ist ebenfalls größer geworden, sonst unterscheidet er sich nicht von dem vorhergehenden. Vielleicht treten die Velarzellen ein wenig stärker hervor, eine Bewimperung weisen sie jedoch noch nicht auf. Das Epithel der beiderseitigen Blätter zeigt eine glättere Oberfläche, indem die Zellen durch ihre Vermehrung etwas niedriger geworden sind, und ihr Zusammenhang ein festerer als auf den jüngeren Stadien ist. Mit dieser Abflachung der Zellen mag auch wohl die Vergrößerung der Furchungshöhle in einem gewissen Zusammenhange stehen. Im Gegensatz zu der Regelmäßigkeit in der Anordnung der Zellen der übrigen Flächen, muss das Verhalten der Ventralwand um so schärfer ins Auge fallen. Sie zeigt das vorauszusehende Verhalten, indem einzelne ihrer Zellen sich in die Länge gestreckt haben und mehr oder weniger weit in die Furchungshöhle hineinragen. Dicht unter den Velarzellen ist das Epithel ein wenig nach innen eingebogen, so dass man, wenn das Stadium nicht so jung wäre, unwillkürlich vermuthen könnte, dass dieses die beginnende Ösophagealeinstülpung sein möchte. Diese Vermuthung ist aber haltlos, da, wie erwähnt, die Bildung des Mundes erst sehr spät (Fig. 16) auftritt. Vielmehr hängt diese Einbiegung sicherlich mit der Mesodermbildung zusammen. Die Zellen liegen hier in Folge intensiverer Theilungen so dicht gedrängt, dass sie nach irgend einer Seite hin ausbiegen müssen. Der ganze Auswanderungsprocess scheint auf eine hervorragend starke Theilung eines bestimmten Zellkomplexes zurückzuführen zu sein. Was die bereits in der Leibeshöhle liegenden Mesodermelemente anbetrifft, so ist ihre Zahl noch nicht bedeutend. Sie haben jedoch im Vergleich zu den früheren Stadien stark zugenommen. Ihre Hauptmasse bleibt in der Nähe des Bildungsherdes liegen, um von hier nach allen Seiten auszustrahlen. Die einzelne Zelle an sich hat nur die Form ihres Plasmakörpers verändert, der durch die Anpassung an die amöboide Beweglichkeit gelappt erscheint. Der Kern ist rundlicher geworden, im Gegensatz zu manchen Kernen der dicht an einander gedrängten Epithelzellen, die eine längliche Form haben.

Betrachtet man ein solches Stadium (Fig. 10) von der Ventralseite, so ist es bei genauer Einstellung möglich, einige der Mesodermzellen zu erkennen. Späterhin, wenn die Anzahl der Zellen größer geworden ist, kommt es zur Bildung einer ventralen Mesodermmasse, welche mit Mesodermstreifen große Ähnlichkeit hat, natürlich abgesehen davon, dass die Entstehung und Entwicklung der letzteren eine ganz verschiedene von derjenigen wirklicher Mesodermstreifen, die aus Urmesodermzellen entstehen, ist. Das Mesoderm ist eine einheitliche Masse und nicht zweitheilig, sondern die ventrale Mittellinie besitzt eine Verdickung, und nach den Seiten zu liegen die Zellen weniger nahe an einander, während bei den wirklichen Mesodermstreifen das Mesoderm aus zwei Theilen besteht, die in der Mitte mehr oder weniger getrennt sind. Wie mir wahrscheinlich ist, kann diese Trennung in manchen Fällen nicht genau nachgewiesen werden. v. ERLANGER (7) scheint bei *Bythinia* ein ähnliches Verhalten gefunden zu haben, da er erwähnt, dass er nur der »Bequemlichkeit halber« von zwei Mesodermstreifen spreche, thatsächlich wäre nur eine zusammenhängende Zellschicht zwischen den beiden Blättern an der Ventralseite zu finden.

Auf dem nächsten Stadium (Fig. 11 und 12) treten zum ersten Male Wimpern an den Velarzellen auf. Den anderen Ektodermzellen gegenüber sind sie jetzt scharf hervortretend. Während diese immer niedriger geworden sind, haben die Zellen des Velums ihre Größe und Gestalt nicht nur beibehalten, sondern haben durch Bildung größerer Vacuolen etc. ihr charakteristisches Aussehen verstärkt. Die Auswanderung der Ektodermzellen ist im steten Steigen begriffen. Die austretenden Zellen wölben sich, wie die beiden Schnitte zeigen, nach der Furchungshöhle kuppenartig vor, und der ganze Zellkörper streckt sich mehr in die Länge. Weiterhin spitzen sich die noch im Epithelverbande steckenden Enden zu und die Zellen gewinnen ein flaschenförmiges Aussehen. Der kolbig verdickte Theil ragt weit in die Furchungshöhle hinein, so dass er oft die gegenüber liegende Urdarmwand berührt. Der dünne Hals ist noch von den Epithelzellen begrenzt, jedoch so fest zusammengepresst, dass er dünner und dünner wird, sich allmählich loslöst, und die betreffende Zelle nun nicht mehr die Peripherie der Epithelfläche berührt, sondern zwischen den benachbarten Zellen etwas eingeklemmt liegt. Bald darauf ist sie eingewandert und Mesodermzelle geworden. Ihre Schwestern folgen nach, und man kann mitunter auf einem einzigen Schnitte (Fig. 12) alle Stadien, die die

Zelle im Verlauf ihrer Auswanderung annehmen muss, beobachten, so dass gar kein Zweifel darüber aufkommen kann, dass wir hier thatsächlich eine ektodermale Mesodermbildung vor uns haben. Es ist auch nicht möglich, den Einwand zu machen, dass eine schiefe Schnittrichtung die Zellen weiter als wie gewöhnlich in die Furchungshöhle hineinspringen lasse, denn erstens sind alle Stadien genau orientirt, und die Schnitte so viel wie möglich der Mitte entnommen; und zweitens, warum sollte immer nur diese Stelle der Ventralwand die beschriebenen Bilder zeigen, warum nicht einmal die präorale oder die Dorsalfläche? Diese weisen aber immer eine geordnete Lage ihrer Zellen auf. Übrigens spricht auch die ganze Gestalt und das fernere Verhalten der Zellen zu schlagend für die Auswanderung, um Zweifel dagegen aufkommen zu lassen.

Auf dem folgenden Stadium (Fig. 13 und 14) erreicht die Auswanderung ihren Höhepunkt, um dann allmählich, wie sie gestiegen, zurückzugehen. Die ventrale Wand liefert uns dieses Mal aber auch den allerevidentesten Beweis für die Herkunft der Mesodermzellen. Die Auswanderung hat ihre größte Höhe erreicht, indem auf der ganzen Fläche eine andauernde Produktion von Mesodermelementen stattfindet. Nicht nur der mittlere Theil ist jetzt der Entstehungsort, sondern die ganze Fläche vom Velum bis zum After wird in Mitleidenschaft gezogen. Indessen ist in so fern immer noch eine gewisse Specialisirung bemerkbar, als die Zahl der austretenden Zellen in dem oberen Theile eine größere als in der unteren Partie des Embryos ist. Die herausrückenden Zellen schieben die bereits in der Furchungshöhle liegenden allmählich immer weiter in dieselbe hinein, und so kommt eine mehr gleichmäßige Lagerung in eine Schicht zu Stande, die auf das Bestreben der Zellen, den Raum zwischen den beiden Blättern auszufüllen, zurückzuführen ist. Die Form der Zellen selbst ist besonders bemerkenswerth. Durch einen langgezogenen Protoplasmafortsatz, dessen Spitze noch ein wenig im Ektoderm liegt oder nach einer Lücke desselben hinweist, deuten dieselben den Ort ihres Ursprunges an.

Wir wissen, dass sich der Blastoporus beim Beginn der Mesodermbildung geschlossen hatte, und dass dieser Schluss auch in den nächstfolgenden Stadien noch andauerte. Kurz vor dem zuletzt beschriebenen Stadium ist jedoch die Kommunikation des Urdarmes mit der Außenwelt wieder hergestellt, und die durch eine geringe Ektodermeinsenkung gebildete Öffnung, ungefähr an der Verschlussstelle des Blastoporus gelegen, muss, wie aus ihrem späteren Verhalten

hervorgeht, als After bezeichnet werden. Dass der After bereits so frühzeitig durchbricht, kann auf die Nothwendigkeit der Nahrungszufuhr zurückgeführt werden, denn bekanntlich bekommt der Embryo statt Dotter eine beträchtliche Menge Eiweiß mit. Um dieses Eiweiß jedoch aufnehmen zu können, muss eine Öffnung vorhanden sein. Es würde sicher für den Embryo nicht besonders günstig sein, wenn längere Zeit ein geschlossener Urdarm bei ihm vorhanden wäre und damit die Nahrungszufuhr unterbrochen sein würde.

Nicht nur der After ist auf diesem Stadium durchgebrochen, es haben auch sonstige Veränderungen hauptsächlich in der ganzen Gestalt des Embryos stattgefunden. War er vorher länglich und im Verhältnis schmal, so ist jetzt eine Verbreiterung des Körpers eingetreten, verbunden mit einer Abflachung an beiden Polen. Die ganze obere Hälfte ist so stark abgeplattet, dass das Velarfeld fast eine ebene Fläche darstellt, und seine Zellen in einer Ebene mit den großen Zellen des Wimperkranzes liegen. Die Velarzellen selbst haben die Größe und das Aussehen der gewöhnlichen Ektodermzellen bekommen. Die Zellen des zweireihigen Wimperkranzes zeigen keine weitere Differenzirung und unterscheiden sich nicht von den vorhergehenden Stadien. Die Ektodermzellen der Dorsalseite sind um etwas höher geworden, und kennt man die nachfolgenden Stadien, so kann es nicht zweifelhaft sein, dass hier die erste Anlage der Schalendrüse auftritt. Das Velum liegt nahezu äquatorial, mehr als die zum Velum werdenden Zellen der jüngeren Stadien.

Bemerkenswerth ist die histologische Beschaffenheit des Urdarmes. Bereits auf einer derartig frühen Entwicklungsstufe hat sich seine ventrale Wand von der dorsalen differenzirt. Die Zellen derselben haben eine blasige Form angenommen, und ihre Zellgrenzen sind unregelmäßig geworden. Große Vacuolen treten in ihnen auf und drängen die Kerne dicht an die Zellwandungen. Diese blasigen, durch ihren Vacuolenreichthum ausgezeichneten und der Nahrungsaufnahme obliegenden Zellen des Urdarmes lassen uns durch ihre Lagerung erkennen, dass nur die ventrale und obere Partie des Darmes hauptsächlich die Funktion der Nahrungsaufnahme besitzt. An der ganzen Dorsalseite finden wir festgefügtes Cylinderepithel, welches keine Differenzirung aufweist. Aus dieser ventralen Wand geht späterhin die Leber hervor, deren Anlage bereits die Zellen unseres Stadiums kund geben. Große Deutolecithmengen in Form kleiner Kügelchen sind von ihnen aufgenommen worden und bedingen ihr typisches Aussehen.

Wir werden diese vorläufig noch nicht scharf ins Auge fallende Struktur der Urdarmzellen auf späteren Stadien stark hervortreten sehen. Sie beziehen ihren Eiweißgehalt aus dem immer vollständig mit Eiweiß angefüllten Urdarm. Da eine Mundöffnung noch nicht existirt, so wird das Eiweiß durch den After aufgenommen, so dass derselbe, wie schon oben bemerkt wurde, bei unserer Form einige Zeit hindurch als Mund fungirt.

Mit dem eben beschriebenen Stadium hatte die Zellauswanderung aus dem Ektoderm ihre höchste Entfaltung gewonnen und durch diese Massenauswanderung ist der Mutterboden für weitere Bildung von Mesodermzellen gegeben. Man trifft jetzt eine Menge Theilungsstadien, die früher sehr selten waren, an. Auf den folgenden Stadien werden wohl noch einige Ektodermzellen aus dem Epithel in die Furchungshöhle entlassen, aber der eigentliche Bildungsprocess ist vorüber. Auf dem Schnitt, welcher in Fig. 15 abgebildet ist, zeigen auch die Zellen des ventralen Ektoderms einen glatten Kontour. Das Äußere dieses Embryos unterscheidet sich nicht bedeutend von dem vorhergegangenen. Der Wimperkranz liegt nahezu äquatorial und springt als zweireihiger Zellwall scharf aus dem Ektoderm hervor. Der Embryo ist wohl ungefähr mit der von BÜTSCHLI gegebenen Abbildung der Fig. 5 seiner Taf. XV zu vergleichen. Die Mesodermmasse hat sich durch Theilungen ihrer Zellen vergrößert und umfasst in ihrer Ausdehnung ventral und seitlich den Urdarm. Die Zellen liegen, dicht zusammengedrängt, am dichtesten in der ventralen Mittellinie, während die Seiten ein lockeres Gefüge aufweisen und bereits einige ihrer Zellen sich abgetrennt haben, um ihre Wanderung nach den Theilen der Furchungshöhle zu beginnen, welche bislang noch keine Mesodermelemente besaßen, wie der obere und dorsale Abschnitt der Höhlung. Wir sind geneigt, diese Stufe der Mesodermbildung mit den fertigen Mesodermstreifen der Formen mit Urmesodermzellen zu vergleichen. Beiderseits kommt es zur Entstehung einer ventralen Mesodermschicht, wenn auch auf ganz verschiedenem Wege. Bei *Paludina* wird sie durch allmähliche Auswanderung von Ektodermzellen gebildet, die an der Verschlussstelle des Blastoporus ihren Ursprung nehmen, während es bei den anderen Formen zur Bildung einer großen Zelle, der Urmesodermzelle, kommt, die durch fortwährende Theilungen ebenfalls den Grund für das gesammte Mesoderm liefert. Wie diese beiden Formen der Mesodermbildung verglichen und in Einklang mit einander

zu setzen sind, wird späterhin gezeigt werden. Vorerst genügt es, die Thatsachen festgestellt zu haben.

Wir sind in unserer Betrachtung bis zur ausgebildeten, ventralen Mesodermschicht gekommen und wollen nun ihre Weiterentwicklung verfolgen. Der Embryo unserer Fig. 15 befindet sich bereits in dem Trochophorastadium. Ist dasselbe jedoch erst erreicht, so hat das Mesoderm eine weitgehende Diffenenzirung erlitten: es hat sich vollständig aufgelöst und sich in der Furchungshöhle als Mesenchym vertheilt, ohne dass es zunächst zur Bildung einer sekundären Leibeshöhle gekommen wäre. Eine Spaltung ist in dem Mesoderm im ganzen Verlauf der Entwicklung nicht aufgetreten, so dass ein Cölom bisher nicht existirt. Ich hebe diese Thatsache vorläufig kurz hervor, da somit zwischen meiner Auffassung und der v. ERLANGER's ein Gegensatz besteht.

Diesen weiteren Fortschritt in der Ausbildung des mittleren Blattes wird man auf dem folgenden Stadium (Fig. 16) erkennen. Durch die Differenzirung von drei, für die Molluskenlarve sehr charakteristischen Organen, des Fußes, der Schalendrüse und des Velums, ist der Keim in eine weitere Larvenperiode eingetreten. Der Fuß ist als eine geringe Hervorwölbung der Ventralwand zu erkennen; seine Wandung besitzt eine schwache Verdickung. Über ihm und dicht unterhalb des Velums hat sich eine kleine Einsenkung des Ektoderms gebildet, wodurch das erste Auftreten des Schlundes dokumentirt wird. Auch an dem Epithel dieser Stelle kann man eine Erhöhung wahrnehmen. Eine auffallende Verdickung besitzt jedoch die dorsale Ektodermpartie, an der eine ähnliche, kleine Einsenkung entstanden ist wie an der Ventralseite. Diese Einstülpung ist die junge Schalendrüse, deren Längsausbreitung sich vom Velum bis zur Afteröffnung erstreckt. Das Velum hat sich durch die Bildung des Fußes und der Schalendrüse etwas nach dorsal verschoben und mit ihm der After, der ebenfalls eine geringe dorsale Verschiebung erlitten hat, wie schon BÜTSCHLI in seiner Publikation hervorhob. Nothwendigerweise muss sich der Urdarm allen diesen Verhältnissen anpassen. Er hat bereits durch das verdickte Epithel der Schalendrüse eine Abflachung seiner dorsalen Wand erfahren, die bei stärkerer Ausbildung der Drüse zur Einstülpung in das Darmlumen führt (Fig. 17). Die Vacuolenbildung und Eiweißaufnahme der Ventralwand hat sich vergrößert. Das Mesoderm hat sich, wie bereits hervorgehoben wurde, aufgelöst und seine Zellen liegen in ihrer typischen, spindelförmigen Gestalt regellos in der ursprünglichen Furchungshöhle zerstreut.

Das nächste Stadium bringt die eben beschriebenen Verhältnisse in verstärktem Maße zum Ausdruck (Fig. 17). Der hintere Abschnitt der Trochophora wächst von jetzt ab beträchtlich. Die Hervorwölbung des Fußes nimmt zu; die Schalendrüse vertieft sich und scheidet den bereits in Bütschli's Arbeit beschriebenen Conchyolinpfropf aus; das Velum rückt immer mehr dorsal und besitzt nicht ganz mehr jene Ausdehnung der jüngeren Stadien. Die Schlundeinstülpung wird schließlich durch diese Wanderungen und Differenzirungen mehr und mehr an das Vorderende des Embryos verschoben. In den nächsten Stadien beginnt auch im Bereich des Mesoderms die Anlage der Organe, so dass wir mit der weiteren Ausbildung der Trochophoralarve einen Abschnitt in der Entwicklung des mittleren Blattes unterscheiden können.

Fassen wir noch einmal kurz unsere Resultate über die Mesodermentstehung zusammen, so ergeben sie folgende Sätze:

1) Kurz nach der Ausbildung der Gastrula erfolgt die Bildung des mittleren Blattes durch Auswanderung von Ektodermzellen.

2) Die Auswanderung findet an einer beschränkten Stelle der ventralen Wand statt, welche der Verschlussstelle des Blastoporus entspricht.

3) Ihre Dauer umfasst ungefähr die Zeit, in der die Verengerung und der Schluss des Blastoporus vor sich geht.

4) Es kommt zur Ausbildung einer ventralen Mesodermschicht, welche die ganze Ventralseite einnimmt und zu beiden Seiten den Darm umfasst.

5) Dieses einheitliche Mesoderm löst sich im Verlauf der Entwicklung auf, so dass im Trochophorastadium die Mesodermelemente regellos zerstreut in der Furchungshöhle liegen, ohne dass es je zur vorübergehenden Bildung einer sekundären Leibeshöhle gekommen wäre.

IV. Differenzirung des Mesoderms bis zur Anlage des Perikards.

Wir haben vorstehend die Entstehung und Fortbildung des Mesoderms verfolgt und gesehen, dass sich im Laufe der Umbildung der Gastrula in einen bewimperten Embryo eine ventral gelegene Mesodermmasse gebildet hatte, die den sog. »Mesodermstreifen« anderer Gastropoden ähnelte (Fig. 15, Taf. XXV). Dieses gedrängte Aneinanderliegen der Mesodermzellen währt jedoch nicht lange, denn schon bei

der Bildung des Zellenkomplexes sahen wir bereits einzelne Zellen sich von ihm ablösen und weiter in die primäre Leibeshöhle hineinrücken. Die frühzeitige Auflösung in das typische Molluskenmesenchym ist ebenfalls kurz erwähnt worden (Fig. 16 und 17, Taf. XXVI).

Während des Trochophorastadiums ist keine Spur mehr von einer kompakten Mesodermschicht vorhanden, sie hat sich aufgelöst und ihre einzelnen Zellen liegen als Mesenchym in der primären Leibeshöhle zerstreut. Ich habe auf keinem Stadium einen Vorgang bemerkt, der einer Spaltung der Zellschicht gleich käme und die so entstandenen Hohlräume ein Cölom darstellen würden. Auch nicht der kleinste Rest persistirt, sondern sie wird ganz und gar zu typischem Mesenchym.

In Verbindung mit der Schilderung dieses Processes haben wir auch die Umbildungen in der äußeren Gestalt und sonstigen Differenzirung des Embryos berücksichtigt, womit wir im vorigen Abschnitt abgeschlossen haben.

Wir wollen noch mit wenigen Worten auf die nächstfolgende Differenzirung des Mesoderms in das Perikard zu sprechen kommen. Die Untersuchungen, welche über diesen Punkt angestellt wurden, haben mich zu dem gleichen Resultat geführt wie v. Erlanger, so dass ich die Beobachtungen desselben bis auf eine Abweichung bestätigen kann. Die nachfolgenden Angaben sind daher wegen der Übereinstimmung nur kurz gegeben worden. v. Erlanger lässt das Perikard am Hinterende zu beiden Seiten des Enddarmes entstehen. Etwas ventral liegen zwei Mesodermanhäufungen, in denen jederseits ein Lumen zu bemerken ist. Aus ihnen geht im Laufe der Entwicklung der Herzbeutel hervor. Derselbe entsteht also paarig, wesshalb die Vermuthung seiner Entstehung aus einer paarigen Anlage (Mesodermstreifen) gewiss nahe liegt und gewiss entspricht er auch so dem Cölom.

Ich habe schon erwähnt, dass ich die paarige Anlage des Herzbeutels ebenfalls angetroffen habe. Ich weiche jedoch bezüglich ihrer Entstehung von der Darstellung v. Erlanger's ab. Letzterer glaubt die beiden Bläschen als Rest seines beschriebenen Cöloms ansehen zu müssen und lässt bereits bei ihrer Entstehung einen Hohlraum in ihnen vorhanden sein.

Nach meiner Auffassung löst sich die Mesodermschicht auch im hinteren Theil des Embryos vollständig auf, wie ich ausdrücklich bemerken muss, obwohl ich aus theoretischen Rücksichten v. Erlanger's Auffassung gern beipflichten möchte. Die Abbildung Fig. 17

stellt einen sagittalen Längsschnitt eines späteren Trochophorastadiums vor. Das Velum ist dorsal gerückt; das Stomodaeum beginnt sich einzustülpen, und die Schalendrüse ist tief eingesenkt. Die Furchungshöhle hat sich etwas vergrößert, und die in ihm zerstreut liegenden Mesenchymzellen weisen an allen Stellen eine gleichmäßige Vertheilung auf. Weder an Quer- noch an Längsschnitten konnte eine Anhäufung von Mesodermelementen konstatirt werden. Fig. 18 stellt dasselbe Stadium im Frontalschnitt dar.

Die folgenden Schnitte (Fig. 19—23) führen uns den Process der Perikardbildung vor Augen. Es sind zumeist Querschnitte durch den hinteren Theil der Embryonen abgebildet worden, da Längsschnitte nicht so instruktiv die paarige Entstehung des Herzbeutels zeigen. Es ist in diesen letzteren Zeichnungen weniger Gewicht auf die genauere Wiedergabe der Struktur des inneren und äußeren Blattes gelegt worden, so dass nur ihre Umrisse mit der Camera gezeichnet worden sind. Die Verhältnisse des mittleren Blattes erfuhren jedoch keine Schematisirung.

Ich hatte erwähnt, dass auf dem Stadium Fig. 17 noch keine Differenzirung des Mesoderms zu bemerken war. Fertigen wir jedoch durch einen etwas älteren Embryo einen Querschnitt an, so ergiebt er das in Fig. 19 dargestellte Bild. Der Fuß ist etwas stärker hervorgetreten; die Schalendrüse hat ihre bisherige Gestalt bewahrt. In der Leibeshöhle bemerken wir an der Ventralseite zwei Anhäufungen von Mesodermzellen (*P* und *P'*). Sie liegen dem Ektoderm dicht an, während ihr Abstand vom inneren Blatt ein größerer ist. Der Ansicht v. Erlanger's entgegen besitzen sie noch keinen Hohlraum, sondern stellen solide Zellhaufen vor, deren Zellen dicht gedrängt zusammenliegen.

Erst auf dem nächstfolgenden Stadium (Fig. 20) tritt in den beiden Zellkomplexen ein Hohlraum (*P* und *P'*) auf. Es ist sehr wahrscheinlich, dass diese beiden Lumina der sekundären Leibeshöhle entsprechen, jedoch muss darauf hingewiesen werden, dass sie erst sekundär in den beschriebenen Mesodermanhäufungen entstehen, so dass die Vorgänge der Cölombildung bei *Paludina* stark verwischt erscheinen. Es kommt im ganzen Verlauf der Entwicklung nie zur Bildung eines thatsächlichen Cöloms, sondern nur die paarige Entstehung der Perikardialbläschen scheint als Rest desselben aufgefasst werden zu müssen.

Ähnliche Verhältnisse weisen nach Ziegler die Lamellibranchiaten auf. Bei *Cyclas* (33) bilden sich in der Trochophora auf

beiden Seiten des Darmes solide Haufen von Mesodermzellen. Ein Cölom ist zunächst nicht vorhanden. In den Anhäufungen bildet sich am vorderen Ende je ein Hohlraum und durch Zusammenrücken beider Bläschen entsteht das Perikardium.

Derselbe Process geht auch an den in Rede stehenden Zellkomplexen unserer Form vor sich. Die beiden Bläschen vergößern sich mehr und mehr und rücken allmählich ganz nahe an einander, so dass es den Anschein gewinnt, als hätten wir ein Perikardium vor uns, welches durch ein Septum in zwei Theile getrennt sei. Dieses Septum besteht aber thatsächlich aus zwei Lamellen, welche durch enges Aneinanderlegen zu einer Wand verschmolzen sind. Das Lumen des rechtsseitigen Zellkomplexes (P') ist etwas größer als das des linken (Fig. 21). Der Längsschnitt durch den Embryo der Fig. 22 steht mit dem soeben beschriebenen Querschnitt auf gleicher Entwicklungsstufe.

Die Entwicklung der einzelnen Organe ist schon weit vorgeschritten (Fig. 22). Der Fuß tritt deutlicher hervor und der After ist stark ventralwärts verlagert. Das dorsale Ektodermepithel hat sich im Bereich der zurückgebildeten Schalendrüse stark verdünnt und ein dünnes Schalenhäutchen ist aufgetreten. Die lange ektodermale Schlundeinstülpung hat sich mit dem Darme in Verbindung gesetzt. Die Leber als Ausstülpung der ventralen Darmwand ist in zwei Schläuchen angelegt. Nicht viel später (Fig. 23) beginnt das Septum sich von hinten nach vorn aufzulösen, wodurch das doppelte Perikard ein einheitlicher Hohlraum wird. Das Herz geht aus einer Einfaltung der Perikardialwand hervor.

So weit habe ich die Differenzirung des Mesoderms verfolgt und habe gefunden, dass die Angaben v. Erlanger's sich diesbezüglich in ihren wichtigsten Befunden mit den meinigen decken.

V. Kurze chronologische Übersicht der verschiedenen Darstellungen über die Bildung des Mesoderms bei den Gastropoden.

Obwohl in den neueren Arbeiten über Molluskenentwicklung die Mesodermfrage von verschiedenen Seiten beleuchtet worden ist, in Folge des Interesses, welches dieser Gegenstand in der letzten Zeit bei den Beobachtern wachgerufen hat, so sehe ich mich doch zum besseren Verständnis der vorliegenden Arbeit genöthigt, ebenfalls eine kurze, historische und vergleichende Übersicht zu geben.

Der Umstand, dass die Technik in älterer Zeit noch nicht genügend ausgebildet war, um die Forscher bei ihren Arbeiten ausreichend zu unterstützen, war es wohl hauptsächlich, der die geringe Beachtung bedingt, welche in der zuerst zu berücksichtigenden, äußerst genauen Arbeit von Leydig (17) über

Paludina vivipara im Jahre 1850 dem Mesoderm geschenkt worden ist. Auch mag die untergeordnete Bedeutung, welche man in jener Zeit auf das mittlere Blatt legte, dazu beigetragen haben, dass LEYDIG dasselbe erst in ziemlich späten Stadien im Fuß und Mantel des Embryos als helle, verästelte Zellen, welche die Leibeshöhle durchspannen, beschreibt.

Auch bei *Calyptraea sinensis* bemerkt SALENSKY (28), welcher diese Form untersuchte, erst auf einem ziemlich späten Stadium das Auftreten des Mesoderms. Der betreffende mit Wimpern bedeckte Embryo hatte bereits die Anlage der Kopfblase, des Wimpersegels und des Fußes, als der Verfasser zwischen dem oberen und unteren Keimblatt das Vorhandensein einer Zellschicht konstatiren konnte, welche im Bau und Farbe sowohl vom Ektoderm wie Entoderm abwich. Die Zellen derselben waren oval, sehr abgeplattet und besaßen ein feinkörniges, dunkles Protoplasma. Die Abstammung dieses, wie sich später ergab, mittleren Blattes konnte SALENSKY nicht feststellen; er vermuthete jedoch, dass dasselbe der Lage nach aus dem Ektoderm hervorgegangen sein könnte. Dieses Mesoderm erschien zuerst nur an der Bauchseite, später ging es auch auf die Rückenseite des Embryos über. Die Zellen behielten nur kurze Zeit ihre primitive, abgeplattete Gestalt. Sie dehnten sich allmählich der Länge nach aus und ließen aus sich hauptsächlich die Muskeln des Fußes und der Kopfblase, sowie später auch das Herz entstehen.

Gleichzeitig mit *Calyptraea* untersuchte SALENSKY (28) auch die Entwicklung von *Trochus*. Jedoch auch hier erwähnt der Verfasser das Mesoderm ziemlich spät. Nachdem Schale, Vorderdarm und Fuß angelegt sind, beschreibt SALENSKY in dem letzteren, sowie im vorderen Körpertheile des Embryos eine Zellenlage, zwischen Ektoderm und Entoderm liegend, welche er für das Mesoderm hält. Durch das feinkörnige Protoplasma seiner Zellen soll es sehr gut zu erkennen sein.

Wenige Angaben über das Mesoderm und seine Entstehung macht GANIN (11) in seiner Arbeit über die Entwicklungsvorgänge einiger Pulmonaten. Er bemerkte an der Bauchseite der Embryonen, welche schon mit Segel, Mundeinstülpung etc. versehen waren, eine Verdickung, welche sich nach seiner Meinung aus dem äußeren und mittleren Keimblatt zusammensetzte. Vor dem Auftreten dieser Verdickung jedoch konnte er das Mesoderm in Form einiger runder Zellen in der Leibeshöhle liegen sehen. Nach GANIN's Angaben wie auch der Lagerung nach wird wohl die Verdickung den Mesodermstreifen entsprochen haben.

RAY-LANKESTER (19) giebt in seiner Arbeit über die Blastoporusfrage bei *Paludina* auch keine bemerkenswerthen Angaben über den uns interessirenden Punkt. Er bemerkte bei einem, mit schon nach dorsal gerückten Velum versehenen Embryo dehnbare und abgesonderte Körperchen in der primären Leibeshöhle als Mesoderm liegen und vermuthete, dass dasselbe wohl theils vom Ektoderm, theils vom Entoderm entspringen möchte.

Bedeutend klarer und bestimmter spricht sich schon RABL (24) über das Mesoderm bei *Limnaeus* aus. Dasselbe entwickelt sich bald nach der Gastrulation bilateral-symmetrisch und besteht anfänglich nur aus wenigen Zellen, die sich jedoch bald vermehren. Durch diese Beobachtung der bilateralen Symmetrie war für die Mesodermfrage der Mollusken ein wichtiges Moment gewonnen. Er fasst dann die Entstehung des Blattes als einen Spaltungsprocess des Ektoderms auf; jedoch sind seine Gründe hierfür nicht recht beweisend, denn er giebt z. B. als bestimmend hierfür an, dass die Mesodermzellen auf Schnitten immer am äußeren Keimblatte hängen bleiben.

Rabl erwähnt dann noch, dass es, in Folge der Undurchsichtigkeit der Embryonen, nicht gut möglich sei, die Entstehung des mittleren Keimblattes von genau bestimmten Zellen abzuleiten.

v. Ihering giebt dann wieder bei *Helix* (13), wie alle früheren Beobachter, außer Rabl, nur wenige und ungenaue Angaben über das Mesoderm und seine Bildung.

Er lässt dasselbe zu einer Zeit, wo sich die Ganglien durch Ektodermverdickungen abtrennen, auf dieselbe Weise vermittels Zellhaufen vom äußeren Keimblatt entstehen.

Sehr früh entsteht dann aus diesen Gebilden das Herz, später Niere und Geschlechtsapparat.

Für die beiden Ordnungen der Pteropoden und Heteropoden besitzen wir von älteren Angaben nur die von Fol (8 u. 9). Derselbe berücksichtigte in seinen sonst ausführlichen Arbeiten die Mesodermfrage nur wenig. In neuester Zeit sind, wie wir unten weiter sehen werden, für die Pteropoden (*Clione*) Urmesodermzellen beschrieben worden.

In der schönen Arbeit über die Embryonalentwicklung der Pteropoden erwähnt Fol (8) nur ganz kurz, dass in der Fußanlage des schon mit Schalendrüse, Ösophagealeinstülpung versehenen Embryos sich Mesodermelemente fänden, aus denen die Muskeln etc. späterhin gebildet würden. Er nimmt ferner an, dass wohl diese Mesodermzellen durch Loslösung vom Ektoderm entstehen, ohne uns aber den Beweis dafür zu bringen. Es ist also keine Frage weiter, dass die Thatsachen über das mittlere Keimblatt der Pteropoden nur als wenig bekannt anzusehen sind.

Nicht besser finden wir es bei den Heteropoden, die Fol (9), wie schon erwähnt, ebenfalls bearbeitet hat. Wie in der vorhergehenden Arbeit legt er auch hier sehr wenig Gewicht auf die Entwicklung des mittleren Blattes. Er beschreibt letzteres auf einem bereits mit Schalendrüse versehenen Stadium als einzelne rundliche Zellen, welche vereinzelt in der Nähe des Blastoporus liegen. Die Abkunft derselben konnte er nicht klar verfolgen.

Nach der Entwicklung des Ciliengürtels, also nachdem der Embryo in das Trochophorastadium eingetreten ist, machen sich auch, so beschreibt Ray Lankester (20) es bei *Paludina*, an den primären Blättern dieser Form Veränderungen bemerkbar. Ekto- und Entodermzellen werden heller, und vor Allem haben die letzteren an Größe abgenommen. Zwischen den ursprünglich ziemlich dicht an einander geschlossenen Blättern ist ein Raum aufgetreten, welcher von verästelten Zellen durchsponnen wird. Dieser Raum ist das Cölom und nicht mit dem Blastocoel des Keimes zu verwechseln. Der Verfasser hatte in einer früheren Arbeit das Vorhandensein eines Cöloms in Abrede gestellt (19). Ray Lankester scheint, obgleich er es nicht bestimmt ausspricht, anzunehmen, dass das mittlere Blatt vom Entoderm stammt, da er von einer Verminderung der Zellen desselben spricht.

Ein Jahr später erschien eine Arbeit von Bütschli (4), welche ebenfalls in sehr guter und ausführlicher Weise die Entwicklung der *Paludina* behandelte. Wir müssen etwas genauer und ausführlicher auf seine Angaben eingehen, da er zum ersten Male die Entstehung und vor Allem die weitere Ausbildung des Mesoderms gründlicher als alle anderen Beobachter behandelte und die Bedeutung desselben voll und ganz würdigte.

Es gelang Bütschli an den sehr kleinen und undurchsichtigen Embryonen die Anlage des mittleren Keimblattes in Gestalt weniger Zellen, am Blasto-

porus liegend, aufzufinden. Es geschah dieses zu einer Zeit, wo der Embryo eben das Gastrulastadium verlassen und den äquatorialen Wimperkranz angelegt hatte. Die Bildung dieser Zellen konnte er nicht beobachten, vermuthete jedoch, in Folge ihrer gelblichen Färbung, dass sie wohl vom Entoderm stammen möchten, da dasselbe in Folge seines Dottergehaltes dem hellen Ektoderm gegenüber dunkelgelblich erscheint.

Die erwähnten Zellen wachsen dann zu Mesodermstreifen aus, welche durch Spaltung die beiden Blätter aus sich hervorgehen lassen. Auf späteren Stadien beschreibt er dann jene spindelförmigen und verzweigten Zellen, welche sich in der Leibeshöhle regellos zwischen dem parietalen und visceralen Blatt ausspannen und das charakteristische Mesenchym der Mollusken darstellen.

Für sehr wahrscheinlich hält es der Verfasser, dass die Anlage des in Frage stehenden Blattes eine bilateral-symmetrische sei.

Bis jetzt hatten die Beobachter zumeist nur das fertige Mesoderm beschrieben und weniger den ersten Ursprung desselben verfolgt. Dieses ändert sich jetzt und man ist bemüht, mehr den Bildungsherd der Mesodermzellen aufzusuchen. Versuche in dieser Richtung finden wir zuerst in den Arbeiten von Bobretzky (3) über einige marine Prosobranchier. Hauptsächlich sind es die drei Formen *Nassa*, *Fusus* und *Natica*, welche derselbe untersuchte.

Nachdem der bekannte inäquale Furchungsmodus bei *Nassa mutabilis* vollendet war, bemerkte Bobretzky am Rande der hellen Ektodermschicht, dort, wo sie an die Makromeren angrenzt, eine verhältnismäßig große Zelle, welche durch Theilung die ersten Mesodermzellen aus sich hervorgehen lässt. Diese zeichnen sich durch besondere Farbe und Struktur aus, so dass sie leicht von den Ektodermzellen unterschieden werden können. Ihren Ursprung erfahren wir zwar nicht genau, jedoch kann recht gut angenommen werden, dass sich diese, von den Ektodermzellen, wie schon erwähnt, sowohl durch ihre Größe wie Aussehen unterscheidenden Zellen auf das allgemeine Schema durch Abschnürung von einer der Makromeren zurückführen lassen werden. Auf einem etwas späteren Stadium sieht man das erwähnte Mesoderm unter dem Ektodermblatt in der Furchungshöhle liegen. Da die Ursprungsstelle des mittleren Keimblattes hier bei *Nassa* an dem Übergang der beiden primären Blätter liegt, so ist dieses genau genommen der Blastoporusrand, welcher noch nicht genügend die Makromeren umwachsen hat, um als solcher bezeichnet werden zu können.

Bei dem zweiten Prosobranchier *Fusus* (3) verläuft die Furchung ähnlich wie bei *Nassa*. Das Stadium jedoch, auf dem dort die Mesodermzellen auftraten, zeigt hier noch nichts Derartiges. Dieselben scheinen erst in späterer Zeit zu erscheinen, und auch ihre Entstehung scheint eine andere zu sein. Der Verfasser vermuthet, dass das Mesoderm auch hier am Blastodermrande entspringt. Er nimmt an, dass an der Umbiegungsstelle des Ektoderms in das Entoderm einige Zellen aus dem Verbande in die primäre Leibeshöhle treten und dort die erste Anlage des Mesoderms bilden. Die betreffenden Zellen sind aus einer Verdickung der Mikromerenschicht hervorgegangen, so dass ihr Ursprung ektodermal ist.

Bei *Natica*, von Bobretzky (3) ebenfalls untersucht, ist die Anlage des Mesoderms noch dunkler geblieben als bei *Fusus*. Bobretzky sah dasselbe erst auf einem sehr späten Stadium in Form kleiner, ovaler Zellen in der Umgebung des Vorderdarmes und der Schalendrüse auf Durchschnittsbildern liegen. Er behauptet, dass auf Schnitten vor der Gastrula nie Spuren von Mesoderm

zu finden gewesen wären. *Natica* würde sich also in diesem Falle genau so verhalten wie *Paludina*, da bei dieser Form vor und während der Gastrulation nie Mesoderm vorhanden ist.

Eine sehr genaue Beschreibung von der Entstehung des mittleren Keimblattes giebt Rabl (25) für *Planorbis* an.

Nach Verlauf verschiedener Theilungsstadien ist der Keim in 24 Zellen zerlegt; vier davon unterscheiden sich durch Größe und Färbung von den anderen 20. Es sind dieses die bekannten, am vegetativen Pole des Eies liegenden Makromeren. Die anderen bedeutend plasmareicheren Zellen geben dem Ektoderm seinen Ursprung.

In diesem Stadium tritt das mittlere Keimblatt auf, indem eine der Makromeren, und zwar die, welche das spätere Hinterende des Embryos bildet, sich in zwei gleiche Hälften theilt. Auch die anderen drei Makromeren haben sich während dieser Zeit getheilt, so dass nun nicht weniger als zwölf Zellen am vegetativen Pol liegen, die alle durch Theilung aus den vier Makromeren hervorgegangen sind. Die bereits erwähnten Mesodermzellen sind als solche in Folge ihrer bedeutenden Größe, ihres Körnchenreichthums und ihrer hellen Kerne sofort erkennbar.

Die hellen Zellen des animalen Poles haben sich inzwischen ebenfalls stark vermehrt, so dass der Keim schließlich aus ungefähr 50 Zellen besteht. Dadurch, dass sie den Makromeren entgegenwachsen, drängen sie die beiden Mesodermzellen in die Furchungshöhle. Damit ist die Anlage der drei Keimblätter gegeben.

Auch ist hervorzuheben, dass hier ebenfalls die Anlage des Mesoderms eine seitlich-symmetrische ist, genau so wie es der Verfasser schon für *Limnaeus* (24) nachgewiesen hatte.

Durch Theilung und Auswachsen der beiden Urmesodermzellen wird dann je ein Mesodermstreifen gebildet. Später lösen sich diese Streifen in Mesenchym auf.

Wie wir also gesehen haben, entsteht auch hier das Mesoderm an der Übergangsstelle der beiden primären Blätter.

Etwas anders und nicht so genau äußert sich Fol (10) in seiner Arbeit über die Entwicklung einiger Süßwasserpulmonaten, über die Mesodermbildung bei *Planorbis*. Er beschreibt in der Gastrula zwei helle Zellen, welche symmetrisch und ventral am Blastoporus liegen und giebt zu, dass diese eventuell die Urmesodermzellen sein könnten, ist jedoch nicht sicher davon überzeugt. Denn wäre es wirklich der Fall, so würde sich der Verfasser genöthigt sehen, an einen doppelten Ursprung des mittleren Blattes zu glauben, denn bald nach dem Gastrulastadium beschreibt er abermals eine Entstehung des Mesoderms, in Folge Loslösung von Ektodermzellen am verdickten Blastoporusrande. Die Zellenschicht des äußeren Blattes ist hier mehrschichtig geworden und die bereits in der Leibeshöhle liegenden Mesodermzellen unterscheiden sich in nichts von den über einander liegenden Zellen des Ektoderms. Dieses gilt jedoch nur für die Süßwasserpulmonaten, bei denen des Landes bleibt die Mesodermfrage eine offene, da in Folge der Undurchsichtigkeit der Embryonen keine Resultate, die diesen Punkt aufklären konnten, gewonnen wurden.

An einem Embryo von *Limax maximus*, der mit wenig umfangreicher Schalendrüseneinstülpung versehen war, bemerkte Fol das Mesoderm als bestimmt charakterisirtes Blatt zwischen Ekto- und Entoderm in dem oberen Theil der Larve liegend; es ist besonders stark lateral ausgebildet, während

es dorsal und ventral bedeutend schwächer ist. Später finden sich die Mesodermzellen in größerer Menge im Fuße, in der Umgebung der Schalendrüse und des Mundes. Einige sind verästelt und durchziehen lang ausgezogen die Leibeshöhle.

Auch bei *Neritina* ist durch BLOCHMANN (1) die Abstammung der Urmesodermzellen sehr klar beschrieben worden.

Auf einem Furchungsstadium von 36 Blastomeren sah er, wenn er das Stadium im Profil von hinten betrachtete, eine ziemlich große Zelle unter der Ektodermschicht gelagert und wie die Kernspindel bewies, stammte sie von der Makromere ab, welche später das Hinterende des Embryos einnimmt. Diese Zelle war, wie BLOCHMANN aus dem Weiteren ersah, die erste Anlage des Mesoderms.

Sie theilt sich bald in zwei neue Zellen, welche je einen Mesodermstreifen aus sich hervorgehen lassen. Auf diese Weise ist die Anlage bilateral-symmetrisch geworden.

Auf einem späteren Stadium verlassen die Mesodermzellen den Ort ihrer Entstehung und wandern dem animalen Pol entgegen. Die weitere Ausbildung des Mesoderms verläuft nach bekannter Art.

Nach HADDON (12) entsteht bei *Janthina fragilis*, deren Entwicklung der Verfasser uns fragmentarisch schildert, nach der in typischer Weise verlaufenden Furchung und, in Folge des Dotterreichthums und darum ansehnlichen Größe der Makromeren, Bildung einer Umwachsungsgastrula, das Mesoderm am Blastodermrande, und er nahm an, dass es wohl vom Entoderm stammen möchte. Leider sind seine Angaben nicht begründet genug, um etwaige Schlüsse daraus ziehen zu können.

Bei *Aplysia* kommt das mittlere Keimblatt nach BLOCHMANN (2) erst in späteren Stadien zum Vorschein. Jene bekannten, ziemlich leicht zu bemerkenden Urmesodermzellen, welche bei vielen Gastropoden am Ende der Furchung auftreten, finden sich bei diesem Opisthobranchier nicht. Nachdem bereits Velum, Fuß- und Mantelanlage am Embryo sichtbar waren, machte sich das erste Auftreten des Mesoderms bemerkbar und, wie es BLOCHMANN schien, in der Nähe der Ösophagoaleinstülpung. Auf keinem der früheren Stadien waren Urmesodermzellen noch Streifen trotz sorgfältigster Nachforschungen zu sehen. Da jedoch die Ösophagealeinstülpung mit ihren anliegenden Mesodermzellen der Schlussstelle des Blastoporus entspricht, so ist es sehr leicht möglich, dass hier das mittlere Keimblatt zur Anlage kommt, da es in allen jenen Fällen, bei denen es nicht schon während der Furchung ausgebildet wird, zumeist seinen Ursprung vom Ektodermrande nimmt. In allen diesen Fällen ist es außerordentlich schwierig anzugeben, von welchem Blatt das Mesoderm stammt.

Es scheint jedoch nach den bis jetzt vorliegenden Resultaten die Übergangsstelle des Ektoderm in das Entoderm der fragliche Bildungsherd zu sein.

In welchem Maße das eine oder das andere Blatt daran betheiligt ist, muss dahingestellt bleiben.

Eine andere Abhandlung von BLOCHMANN (2), welche einige Jahre nach der von BÜTSCHLI gegebenen Entwicklung der *Paludina vivipara* erschien und, weniger auf die Keimblätterfrage Rücksicht nehmend, die von BÜTSCHLI bereits klargestellte, dann aber von RABL wieder angefochtene Blastoporusfrage nachuntersuchte, ergiebt auch einige Angaben über das Mesoderm.

Seinen Ursprung konnte BLOCHMANN freilich eben so wenig feststellen

wie BÜTSCHLI. Er sah die ersten Mesodermzellen ungefähr auf demselben Stadium wie sein Vorgänger am Rande des Blastoporus liegen.

Hervorzuheben ist, dass BLOCHMANN dann die Ausbildung des Mesoderms genau so wie BÜTSCHLI beschreibt. In der Entstehung und Lage der Mesodermstreifen, wie in der späteren Umbildung der Zellen in spindelförmige und verästelte stimmt er vollständig mit demselben überein. Ich sehe mich veranlasst, diese Übereinstimmung zweier vorzüglicher Beobachter hier zu erwähnen, da auf dieselbe in einer neueren Arbeit von v. ERLANGER wenig Rücksicht genommen worden ist.

P. B. SARASIN (30) sah bei *Bythinia* in der Blastula einige abgeschnürte Zellen an der Übergangsstelle des Ektoderm in das Entoderm liegen. Er hielt dieselben für Mesodermzellen, konnte aber den Ursprung derselben nicht angeben. Jedoch erwähnt der Verfasser gleich an dieser Stelle, dass aus diesen Zellen keineswegs das ganze Mesoderm hervorgehe, sondern letzteres einen ganz anderen Ursprung habe.

Auf Schnitten, kurz nach der Gastrula, beschreibt SARASIN das Mesoderm nicht als Blatt, sondern als eine mit dem Ektoderm verschmolzene vielkernige Lage von Zellen. Auf jeder Entwicklungsstufe und an ganz beliebigen Stellen konnte er Wucherungen des Ektoderms wahrnehmen, welche Bindegewebe, Muskel- und Drüsenzellen bildeten.

In dem letzten Kapitel bespricht der Verfasser noch einmal zusammenfassend die Keimblätter der *Bythinia* und kommt zu dem Schlusse, dass das Ektoderm während der ganzen Entwicklungszeit Mesodermzellen durch Wucherung aus sich hervorgehen ließe, so dass man von einem eigentlichen von Ektoderm geschiedenen Mesoderm nicht sprechen könne. Dem zufolge würde natürlich auch bei der *Bythinia* nicht von einem Haut- und Darmfaserblatt und eben so wenig von einer echten Leibeshöhle gesprochen werden können.

Sehr bemerkenswerth ist für uns die Bildungsweise des Mesoderms, wie sie SALENSKY (29) für *Vermetus* schildert. SALENSKY giebt an, dass es außerordentlich schwierig wäre, zu konstatiren, welches der beiden primären Blätter dem Mesoderm den Ursprung giebt. Erst auf einem ziemlich späten Entwicklungsstadium, denn der Embryo hatte bereits Segel, Schalendrüse und Fuß angelegt, sah der Verfasser am Blastoporusrande eine Verdickung, welche nachher auf Schnitten als Mesoderm konstatirt wurde.

Vor diesem Stadium war nichts vom mittleren Blatte zu bemerken. Die Entstehung dieser Mesodermzellen jedoch, welche man auf den Schnitten verfolgen konnte, förderte ein ganz anderes Resultat zu Tage als wie man es der Theorie nach erwarten sollte. Es bildeten sich nämlich die Zellen durch Abschnürung vom Ektoderm. Leider war es nun SALENSKY nicht möglich, trotz der größten Sorgfalt und Mühe, welche er verwandte, Kerntheilungsfiguren aufzufinden, um damit schlagend die Abstammung beweisen zu können. So nahm er an, dass die Mesodermzellen durch direkte Theilung der Ektodermzellen entstünden, was natürlich sehr unwahrscheinlich ist. Dieses ist der wunde Punkt der Arbeit, obgleich die abgebildeten Schnitte Ektodermzellen zeigen, welche jene hantelförmige Gestalt besitzen, die einer direkten Theilung vorausgeht.

Durch diese Abspaltungen vom Ektoderm werden zwei Haufen von Zellen gebildet, die bilateralen Ursprungs sind und mit dem Mesodermstreifen der Anneliden verglichen werden können.

Ein zweites Auftreten des Mesoderms, ebenfalls vom Ektoderm ausgehend,

fand SALENSKY unter der Schalendrüse und beschreibt es als Perikardialmesoderm. Aus ihm entstehen später Perikardium, Herz etc.

Nach PATTEN (23) rücken bei *Patella* die Entodermzellen aus ihrer lateral-medianen Lage heraus, ehe der Blastoporus anfängt, seine Lage gegenüber dem Scheitelpole zu verlassen, und lagern sich dorsal. Wenn diese Zellen in ihre bestimmte Lage gekommen sind, so schnüren sie sich senkrecht zur Längsachse durch und die nach der Leibeshöhle zu gelegenen Theilungsstücke werden zu Urmesodermzellen. Diese beiden Mesodermzellen wachsen dann zu den Streifen aus.

In seiner Arbeit über die Entwicklung verschiedener mariner Prosobranchier hat McMURRICH (22) sein Hauptaugenmerk auf die embryonale Entwicklung von *Fulgur* gerichtet und eigentlich genauere Beobachtungen über die Entstehung des Mesoderms theilt er nur hier mit.

Nach Verlauf des bekannten Furchungsmodus kommt auf einem Stadium mit schon ziemlich großer Anzahl von Mikromeren ein eigenthümlicher Vorgang vor, welcher bei anderen Gastropoden bis jetzt nicht beobachtet wurde.

Es entstehen nämlich auf den Makromeren, und zwar nur auf drei derselben, während die vierte unberührt bleibt, protoplasmatische Erhebungen. welche mit ihrer Spitze den den animalen Pol bedeckenden Mikromeren entgegensehen. Sie liegen am Rande der Mikromerenschicht.

McMURRICH wusste über ihren Zweck nichts Näheres anzugeben, da sich jedoch zu dieser Zeit die erste Anlage des Mesoderms bemerkbar macht, so ist er der Ansicht, dass diese Vorgänge mit der Mesodermbildung im Zusammenhang stehen und lässt aus der vierten unberührt gebliebenen Zelle die Urmesodermzellen hervorgehen. Dieselben schieben sich unter das Blastoderm und beginnen hier zu Mesodermstreifen auszuwachsen.

Nach meiner Ansicht scheinen die von McMURRICH gesehenen Protoplasmahügel sich bildende Mikromeren gewesen zu sein, und da die Entstehung derselben meist der Reihe nach geht, so ist es sehr wahrscheinlich, dass auf einem gewissen Stadium die vierte Furchungskugel noch keine Abschnürung zeigte,

Hiermit will ich jedoch nicht behaupten, dass diese abgeschnürten Blastomeren nicht das Mesoderm bilden oder event. damit nicht im Zusammenhang ständen! Solches kann sehr leicht möglich sein, nur ist der Beweis McMURRICH's nicht genügend genug, um etwas Bestimmtes darüber sagen zu können. Auch seine Schnitte sind nicht beweisend genug, denn nach denselben könnte man eben so gut die Behauptung aufstellen, dass die unter der Mikromerenschicht liegenden Zellen von dieser selbst abstammten.

Bei *Bythinia tentaculata* verläuft nach v. ERLANGER (7) die Furchung ganz wie bei den meisten anderen Gastropoden. Auf einem Stadium mit ungefähr 60 Ektodermzellen ist der vegetative Pol dieser Blastula von den sich bei allen Gastropoden findenden vier Makromeren eingenommen, welche ihre charakteristische Anordnung zeigen, d. h. zwei schließen im Centrum an einander, während die anderen beiden sich in die übrig gebliebenen Winkel einzwängen. Diejenige der vier Zellen, welche dazu bestimmt ist, das spätere Hinterende des Embryos zu bilden, theilt sich längs. Der abgeschnürte Theil ist als Urmesodermzelle zu betrachten, während man den übrigen Theil der Makromere als Entodermzelle nach v. ERLANGER bezeichnen könnte. Bald darauf theilt sich die Urmesodermzelle, jetzt aber quer, und die beiden so entstandenen Polzellen des Mesoderms rücken in die Furchungshöhle. Sie erzeugen durch Theilung jederseits einen Mesodermstreifen. Dieser soeben beschriebene Vor-

gang spielt sich sehr früh, nämlich schon in der Blastula ab. Durch die Gastrulation wird das Mesoderm, in Folge der Größe der Entodermzellen, am hinteren Pol zwischen Ekto- und Entoderm eingezwängt. Nach der Gastrulation spalten sich die Mesodermstreifen und es entsteht ein Cölom. Dieses löst sich schnell auf und ein typisches Mesenchym wird gebildet.

Diesen sehr bestimmt und genau gemachten Angaben v. ERLANGER's über die Entstehung des mittleren Keimblattes aus dem Entoderm stehen die Ansichten SARASIN's gegenüber, welcher eben so bestimmt behauptet, dass das Mesoderm vom Ektoderm stammt. Es stehen sich hier zwei Ansichten gegenüber, welche höchst wahrscheinlich erst durch eine nochmalige Untersuchung aufgeklärt werden können.

Aus dem kurzen Bericht von KNIPOWITSCH (14) geht hervor, dass bei *Clione limacina* ebenfalls Urmesodermzellen gebildet werden, deren Entstehung eine große Übereinstimmung mit den erwähnten Bildungen anderer Gastropoden aufweist. In der gewöhnlichen Weise wird bei diesem Pteropoden im Verlauf der Theilung von einer der Makromeren, die das spätere Hinterende des Embryos zu bilden bestimmt ist, eine Zelle abgetrennt, die als Urmesodermzelle zu bezeichnen ist. Sie rückt in die Furchungshöhle, theilt sich dort, und die beiden Zellen erzeugen jederseits einen Mesodermstreifen.

RABL (24) hatte im Jahre 1875 nach seinen Beobachtungen vermuthet, dass bei *Limnaeus* das Mesoderm wohl vom äußeren Blatt stammen möchte, jedoch waren seine Gründe für diese Annahme nicht ganz ausreichend. WOLFSON (31) hat die Untersuchung über die Entwicklung von *Limnaeus* späterhin wieder aufgenommen und findet einen ähnlichen Ursprung des Mesoderms, wie wir ihn für die vorstehenden Formen beschrieben haben, d. h. die beiden Urmesodermzellen entstehen von einer der Makromeren.

Wenn bei *Crepidula* ungefähr 20 Ektodermzellen vorhanden sind, schnürt nach CONKLIN (5) die hintere linke Makromere die Urmesodermzelle ab. Sie liefert das ganze mittlere Blatt, während die vier Makromeren das Entoderm aus sich entstehen lassen. Über die Bildung des Mesoderms bei *Urosalpinx* macht der Verfasser keine Angaben.

Es wäre von Wichtigkeit, etwas Genaueres über die Mesodermbildung von *Aplysia* zu erfahren, da hier möglicherweise keine Urmesodermzellen vorhanden sein werden. Bereits BLOCHMANN (2) kommt zu dem Resultate, dass bei diesem Opisthobranchier sicher keine derartigen Zellen vorkommen. STECKER leugnet dieselben ebenfalls und lässt das mittlere Blatt durch Delamination vom Ektoderm entstehen. Dasselbe behauptet MANFREDI, ohne jedoch einen genaueren Beweis dafür zu liefern. Jedenfalls scheint hier wirklich die Mesodermbildung von der anderer Formen verschieden zu sein.

Es ist jedoch hiermit die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass bei anderen Opisthobranchiern doch Urmesodermzellen vorkommen. Nach neueren Untersuchungen von HEYMONS finden sie sich thatsächlich bei *Umbrella*, und auch TRINCHESE erwähnt dieselben bei einigen Formen.

Zum Schluss der Litteraturübersicht muss ich noch eine Arbeit anführen, welche schon mehrfach in der vorliegenden Abhandlung berücksichtigt worden ist. Sie behandelt die Entwicklung von *Paludina*, und v. ERLANGER (6) führt darin die Entstehung des Mesoderms auf Cölomsäcke zurück. Es soll an dem Urdarm eine ventrale, zweizipfelige Aussackung entstehen, welche sich im Laufe der Entwicklung vergrößert und sich schießlich in der Nähe des Blastoporus vom Urdarm abschnürt (wie z. B. bei den Echinodermen). Die Wände dieses jetzt

geschlossenen Sackes legen sich dem Ektoderm und Entoderm dicht an, so dass ein somatisches und splanchnisches Blatt zu Stande kommt. Der Cölomsack löst sich jedoch bald auf und hinterlässt nur zwei bläschenförmige Reste, aus denen späterhin das Perikard hervorgeht.

Wie aus meiner Untersuchung zu ersehen ist, befinde ich mich im vollständigen Gegensatz zu v. Erlanger's Ansicht. Die Verhältnisse liegen durchaus nicht so, wie dieser Forscher sie annimmt. Durch die Anwendung der Schnittmethode gelang es mir, die Angaben v. Erlanger's als haltlos zurückzuweisen und den ektodermalen Ursprung des Mesoderms Schritt für Schritt zu verfolgen (siehe Abschnitt III).

VI. Einige allgemeine Bemerkungen über die Entwicklung des Mesoderms in der Gruppe der Gastropoden.

Aus der vorliegenden Litteraturübersicht sehen wir, dass das mittlere Blatt auf zwei verschiedenen Wegen zur Entwicklung kommt. Entweder ist dasselbe schon in der Furchung in Gestalt einer Zelle (Urmesodermzelle) genau bestimmt, wie dieses die neueren Untersuchungen für die meisten Fälle klargelegt haben, oder es wird auf späteren Stadien, während oder nach der Gastrulation, auf die eine oder die andere Art und Weise gebildet. Im letzteren Falle entsteht es zumeist in der Nähe der ursprünglichen Gastralöffnung am Übergange der beiden primären Keimblätter in einander oder aber, wie es ebenfalls mehrere Male behauptet worden ist, die Bildung der Mesodermzellen ist gar nicht auf eine abgegrenzte Partie des Keimes beschränkt, und sie erfolgt durch Ablösung resp. Auswanderung von Entoderm-, in überwiegendem Maße jedoch von Ektodermzellen.

Alle Beobachtungen machen ihr Recht auf Anerkennung durch möglichst genaue Studien geltend, und es wird sich erst in Zukunft entscheiden lassen, welche der Theorien die am meisten gestützte erscheint. Vorläufig wird es unsere Aufgabe sein, durch kritische Sonderung der gewonnenen Thatsachen und Vergleichung der bereits vorhandenen, ein gewisses Wahrscheinlichkeitsresultat zu ziehen.

Nun ergiebt sich aus der angeführten Litteratur das Resultat, dass in der Mehrzahl der Fälle das Mesoderm zweifellos seinen Ursprung von den zukünftigen Entodermzellen nimmt. Alle genauer untersuchten Formen haben dieses Verhalten gezeigt, und oft ist es auch möglich gewesen, die Entstehung der ersten Mesodermzelle zu beobachten, und eine Anzahl von Autoren stimmt in ihren Angaben über das Vorhandensein und die Bildung von zwei Urmesodermzellen so weitgehend überein, dass auch dieses Verhalten als allgemein gelten kann. Zumeist ist es eine der Makromeren, welche durch Theilung eine kleinere Entoderm- und eine größere Mesodermzelle

liefert. Letztere theilt sich, und ihre Produkte sind zwei bilaterale Urmesodermzellen, aus denen dann die beiden Mesodermstreifen hervorgehen.

Dieser letztere Fall ist bei vielen Formen angetroffen worden. Man hat ihn als typisch angenommen und Modifikationen darauf zurückzuführen versucht.

Erwähnen wir in Kürze die Gastropoden, bei denen Urmesodermzellen festgestellt worden sind. RABL (25) lässt bei *Planorbis* die hintere der vier Makromeren sich theilen und aus dem einen Theilstück die beiden Urmesodermzellen hervorgehen. Der gleiche Vorgang findet sich bei *Neritina* (BLOCHMANN, 1), *Crepidula* (CONKLIN, 5), *Bythinia* (v. ERLANGER, 7) und dem Pteropoden *Clione* (KNIPOWITSCH, 14). Schließlich ist das gleiche Verhalten auch neuerdings von HEYMONS bei dem Opisthobranchier *Umbrella* nachgewiesen worden.

Vorausgesetzt muss natürlich bei allen diesen Fällen werden, dass die konstatirten Urmesodermzellen in ihrer Weiterentwicklung so lange genau verfolgt worden sind, bis man von ihrer Bildung des Mesoderms vollständig überzeugt ist. Oftmals können ähnliche scharf hervortretende Zellen bereits im Verlauf der Furchung und der Keimblätterbildung auftreten, ohne indessen Mesodermzellen zu sein (ich möchte nur an die Genitalzellen mancher Formen erinnern). Haben sich nun die Urmesodermzellen wirklich gebildet, so ist es immer noch von großer Wichtigkeit, darauf zu sehen, ob nicht doch von irgend einem Blatte eine Ergänzung der Mesodermmasse eintritt. Es scheint mir nöthig zu sein, diese beiden Punkte hervorzuheben. Im Übrigen ist es jedoch zweifellos, dass bei den meisten Gastropoden das Mesoderm, entweder in seiner Gesammtheit oder doch theilweise, von zwei Urmesodermzellen herrührt, die auf die Makromeren zurückzuführen sind, und die später die Mesodermstreifen liefern.

Paludina scheint nach den vorausgegangenen Betrachtungen den meisten anderen Gastropoden in der Mesodermbildung isolirt gegenüber zu stehen, denn obgleich die Zeit und die Art des Auftretens des mittleren Blattes bei den einzelnen Formen eine sehr abweichende genannt werden muss, so ist der Ursprung desselben durch Urmesodermzellen der weitaus häufigste. Urmesodermzellen sind nun aber bei *Paludina* thatsächlich nicht vorhanden, wie meine Untersuchungen und die der früheren Beobachter gezeigt haben, sondern das Mesoderm entsteht aus dem äußeren Keimblatt durch allmähliche Zellauswanderung.

Es tritt nun die Frage an uns heran, wie dieser abweichende Modus der Mesodermbildung möglicherweise zu erklären und mit den übrigen Modalitäten zu vereinigen ist. Es wird zu diesem Zwecke von Vortheil sein, einige Formen anzuführen, bei denen die Urmesodermzellen nicht so typisch zu Tage treten als bei den bereits genannten Gastropoden, aber doch noch zumeist zu erkennen sind. Im Allgemeinen scheinen typische Urmesodermzellen sehr früh, d. h. meist schon auf Furchungsstadien bei dotterreichen Eiern gebildet zu werden (*Neritina*, *Umbrella*, *Bythinia*, *Planorbis* etc.). Es kann nicht bezweifelt werden, dass die Differenzirungen im dotterreichen Ei weiter vorgeschritten sind als in dem dotterarmen. Alle Zellen sind im ersteren schon genau specialisirt, während dieses im letzteren Falle nicht zutrifft. Derartige frühe Vorgänge der histologischen Differenzirung erkennen wir z. B. im extremeren Fall im Cephalopodenei (siehe WATASE, ROUX, DRIESCH, WILSON).

Ich möchte mich der Ansicht zuneigen, dass auf Grund dieses Principes vielleicht auch einige Abänderungen im Verlauf der Mesodermbildung hervorgerufen sein könnten. Ich habe bereits bei der Beschreibung der Furchung darauf hingewiesen, dass das Fehlen des Nahrungsdotters den abweichenden Bildungsvorgang des Mesoderms bei *Paludina* veranlasst haben könnte und zugleich einige dotterarme Formen (*Chiton*, *Patella*, wie auch *Dentalium*) angeführt, bei denen ebenfalls Modifikationen in der Bildung des mittleren Blattes auftreten.

Vorstehend ist bereits erwähnt worden, dass nicht alle untersuchten Gastropoden in ihrer Entwicklung Urmesodermzellen aufweisen. Einige Modifikationen in dieser Beziehung finden sich bei *Nassa*, bei welcher sich von den Makromeren Vorsprünge abtrennen sollen, um das Mesoderm zu bilden. Ebenfalls könnten modificirte Verhältnisse bei *Limnaeus*, *Fulgur* und *Janthina* auftreten, deren Mesodermbildung jedoch noch nicht genügend bekannt ist, um eine sichere Behauptung zuzulassen. Bemerkenswerth ist für unsere Betrachtung die Furchung von *Patella*. Zur Zeit, wenn bei den angeführten Formen die Urmesodermzellen gebildet werden, ist in der Furchung der *Patella* noch nichts zu bemerken, was auf einen gleichen Vorgang schließen lassen dürfte. Der Process verzögert sich, und die künftigen Mesodermzellen bleiben vorläufig noch im Epithelverbande liegen, um erst in der Blastula von einer der Makromeren abgeschnürt zu werden. Ich möchte auf diese Verhältnisse besonders hingewiesen haben, da Ähnliches auch bei *Paludina* auftritt. Bei

dieser Form ist in der Furchung und selbst während der Gastrulation kein Mesoderm vorhanden, so dass hier die Entstehung desselben auf einen noch späteren Zeitpunkt als bei *Patella* fällt. Wie ich gezeigt habe, entstehen bei ihr die Mesodermzellen kurz nach der Gastrula an einem beschränkten Orte der ventralen Ektodermwand. Dieser entspricht jedoch der Verschlussstelle des Blastoporus, so dass demnach auch für *Paludina* die Mesodermzellen am Übergange der beiden Blätter entstehen. Der Bildungsherd der Mesodermelemente, gleichviel ob Urmesodermzellen vorhanden sind oder nicht, ist die Übergangsstelle der beiden primären Keimblätter in einander (bei den Gastropoden). Bei dotterreichen Formen entstehen die Urmesodermzellen bereits sehr früh am Rande des Urmundes.

Ist das Ei dotterarm, so verzögert sich zumeist die Bildung der Zellen. Wenn dieselben auftreten, so findet sich ihre Bildungsstätte am Blastoporusrande, d. h. an der Verbindungsstelle des inneren und äußeren Blattes. Das gleiche Verhalten gilt, wie gesagt, ebenfalls für *Paludina*, nur findet in so fern eine Abweichung von dem gewöhnlichen Modus statt, als die Mesodermzellen dieser Form eine so innige Verwandtschaft mit dem Ektoderm aufweisen, dass man sie direkt als Zellen dieses Blattes bezeichnen muss, während die Urmesodermzellen in näherer Verbindung mit dem Entoderm stehen. Bei unserer Form bleiben diejenigen Zellen, welche das mittlere Blatt zu liefern haben, immer im Ektoderm liegen, wo sie sich theilen und allmählich in die Furchungshöhle rücken.

Dieses Verhalten der Mesodermelemente scheint nicht vereinzelt zu stehen, wie neuere Untersuchungen an Anneliden z. B. gezeigt haben. Bei *Nereis* verbleiben nach Wilson (32) Theile des späteren Mesoderms sehr lange im Verbande des Ektoderms, und es wird von derjenigen Makromere, welche später das Mesoderm liefert, zuvor die ganze Ventralwand der Trochophora gebildet.

Es ist möglich, dass sich in einer gewissen Reihenfolge Zellen von den vier Makromeren abschnüren, welche dazu bestimmt sind, das Ektoderm zu liefern. Ebenfalls in einer gewissen Periode werden in derselben Weise einige Zellen gebildet, welche gegebenen Falles aus ihrer Lage herausrücken und in die Furchungshöhle treten. Tritt dieser Fall auf, so sprechen wir von Urmesodermzellen. Es scheint aber auch der entgegengesetzte Fall möglich zu sein. Die künftigen Mesodermzellen werden zwar in der Furchung gesetzmäßig abgeschnürt, bleiben aber, durch uns vorläufig unbekannte Einflüsse, mit

den übrigen Ektodermzellen im Zusammenhang. Auf diese Weise werden Verhältnisse auftreten, wie wir sie bei *Paludina* gefunden haben. Da die Mesodermzellen von dem protoplasmatischen Theil der Makromeren abgeschnürt werden, so haben sie ein helleres Aussehen als diese. Sie könnten also wohl, entsprechend dieser Eigenschaft, näher mit dem Ektoderm als mit dem Entoderm verwandt sein.

Ob nun die im Epithelverbande verbleibenden Zellen bei *Paludina* den Urmesodermzellen gleichzusetzen sind, und ob sie denselben Ursprung haben wie die letzteren, konnte nicht ermittelt werden, da die Eier zu klein und ungünstig sind, um das Schicksal der einzelnen Blastomeren verfolgen zu können. Es scheint jedoch von großer Wichtigkeit zu sein, bei dem Studium der Keimblätter nicht von der ausgebildeten Gastrula, sondern vom Ei auszugehen, wie WILSON, BERGH u. A. in ihren Arbeiten ausgeführt haben. Auf diese Weise kann vielleicht die Möglichkeit gegeben sein, das Dunkel zu lichten, welches über dem Ursprung des Mesoderms ruht.

Kurz erwähnen will ich noch, dass bereits mehrfach ein ektodermaler Ursprung des Mesoderms bei den Gastropoden behauptet worden ist. SARASIN kann bei *Bythinia* keine Urmesodermzellen finden und lässt das Mesoderm durch Wucherungen des Ektoderms entstehen. Auch bei *Fusus* wird von BOBRETZKY das mittlere Blatt vom Ektoderm hergeleitet. Ähnlich verhalten sich nach FOL einige Gastropoden. Vor Allem muss dann die Arbeit SALENSKY's über *Vermetus* hervorgehoben werden. Der Verfasser kommt nach einer Untersuchung von Schnittserien zu dem Resultat, dass das Mesoderm am Blastoporusrande aus Ektodermzellen entsteht.

Am Schluss dieser Untersuchung sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrath Professor F. E. SCHULZE für die wissenschaftliche Anregung und mannigfaltige Förderung meiner Arbeit zu danken.

Ebenfalls ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Professor E. KORSCHELT, damaligem ersten Assistenten des zoologischen Instituts, für die vielfachen Rathschläge meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Berlin, den 1. Mai 1893.

Nachtrag.

Seit dem Abschluss der vorstehenden Untersuchungen ist eine Reihe einschlägiger Arbeiten erschienen, welche ich mit einigen Worten meiner Litteratur beifügen möchte.

Ich habe das Nachfolgende absichtlich nicht in meine Arbeit aufgenommen, da ich dieselbe so erhalten wollte, wie sie ursprünglich abgefasst wurde, ohne eine Umarbeitung vorzunehmen. Ich muss hinzufügen, dass die Kenntnis der frühen Gastropodenentwicklung seitdem schon wieder Fortschritte gemacht hat und dem entsprechend meine theoretischen Ausführungen hier und da eine Beeinflussung erfahren würden. Auch berühren die Ergebnisse der letzterschienenen Arbeiten weniger den Kern meiner Untersuchungen, da der Erklärungsversuch meiner Resultate und ihre Zurückführung auf die anderen Modi der Gastropodenentwicklung nur theoretischen Werth beanspruchen dürfen.

Keinem Forscher, welcher sich mit der Entwicklung von *Paludina* beschäftigte, war es möglich gewesen, trotz sorgfältigster Untersuchung die typischen Urmesodermzellen der Mollusken im Verlauf der Furchung oder Gastrula nachzuweisen. Es wurde von allen Beobachtern mit großer Sicherheit festgestellt, dass keinerlei Zellen in der Furchungshöhle der Gastrula zu finden seien. Einige Zeit später liegen einige kleinere Mesodermzellen (keineswegs typische Urmesodermzellen) in der Furchungshöhle, und es tritt nun die Frage an uns heran, woher sie gekommen sind.

Ich gebe mich der Hoffnung hin, durch vorliegende Untersuchung die Frage beantwortet zu haben.

Drei Möglichkeiten für die Entstehung des Mesoderms waren in unserem Falle vorhanden. Es konnte nach v. ERLANGER (6) ein ventraler Cölomsack, ein Urdarmdivertikel, gebildet werden. Wir haben aus den vorliegenden Ausführungen ersehen, dass dieses nicht zutrifft. Weiterhin lag die Möglichkeit vor, dass einzelne Mesodermzellen aus dem Entoderm auswanderten oder abgeschnürt wurden. Auch diese Annahme erwies sich als haltlos.

Wir sahen, dass die Mesodermzellen aus der ventralen Ektodermwand des Trochophorastadiums auswanderten. Schritt für Schritt konnte die Bildung des Mesoderms verfolgt werden, wie man bei der Betrachtung der von mir gegebenen Abbildungen sieht. Dadurch, dass die Zellen an einer lokalisirten Stelle, nämlich an der Ver-

schlussstelle des Blastoporus entstanden, ließ sich eine Vergleichung und Annäherung mit den sonstigen Bildungsweisen des Mesoderms konstruiren.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass bei den Gastropoden die Bildung der Hauptmasse des Mesoderms aus Urmesodermzellen, welche vom Entoderm stammen, erfolgt. Ich habe bereits in meiner Litteraturübersicht die Formen zusammengestellt, bei denen Urmesodermzellen sicher nachgewiesen worden waren.

Neuerdings haben eingehende Untersuchungen von HEYMONS (40) bei *Umbrella*, KOFOID (42 u. 43) bei *Limax* und schließlich SCHMIDT (46) bei *Succinea* und *Limax* Urmesodermzellen festgestellt.

Eine sehr eingehende und genaue Beschreibung der Furchung von *Umbrella* giebt uns HEYMONS (40). Derselbe konnte das Schicksal der einzelnen Blastomeren noch verfolgen, nachdem bereits Stadien von 100 Zellen vorhanden waren. Speciell die Bildung der Urmesodermzellen konnte deutlich beobachtet werden und HEYMONS wies nach, dass sie wie bei *Planorbis*, *Neritina*, *Crepidula* etc. aus dem hinteren Makromer entstehen. Letzteres theilt sich und bildet eine Entoderm- und eine größere Mesodermzelle, welche in die Furchungshöhle rückt. Die Urmesodermzelle bildet durch Theilung zwei, aus denen durch fortgesetzte Vermehrung die beiden bilateral gelagerten Mesodermstreifen entstehen.

Crepidula scheint mit *Umbrella*, was die Furchung anbetrifft, sehr übereinzustimmen. CONKLIN (34) publicirte im Zool. Anzeiger im März 1892 eine kürzere Mittheilung über die Furchung von *Crepidula fornicata*. In seiner Untersuchung stellte der Verfasser genau die Lage der Zellen fest. Er beobachtete, dass bereits im Ei, nachdem es durch eine Querfurche in zwei Blastomeren getheilt worden war, die zukünftigen Körperachsen des Embryos zum Ausdruck kamen. Nachdem durch eine, auf der ersten senkrecht stehenden Furche der Keim in vier Blastomeren zerfallen war, war auch bereits der Ursprung des Mesoderms fixirt. Das linke hintere Makromer enthält neben Ektoderm und Entoderm auch die zukünftigen Urmesodermzellen. Innerhalb dreier Theilungen schnürt sich das gesammte Ektoderm in Gestalt von Mikromeren von den Makromeren ab. Aus dem übrigbleibenden Theil der letzteren bildet sich das Entoderm.

Ebenfalls konnte KOFOID (42 u. 43) in einer größeren Untersuchung über die Entwicklung von *Limax* nachweisen, dass auch hier in der Bildung des Mesoderms derselbe Typus auftrat, wie er von HEYMONS, CONKLIN und Anderen beschrieben worden war. Von einer der hin-

teren großen Makromeren entstand eine Urmesodermzelle, welche sich durch Theilung zu Mesodermstreifen entwickelte.

Der Verfasser erwähnt jedoch, dass es ihm nicht möglich gewesen sei, festzustellen, ob nicht doch einzelne Mesodermelemente im Verlauf der Entwicklung von dem äußeren Blatte entweder durch Auswanderung oder durch Theilung geliefert würden. Zu ähnlichem Resultate kommt SCHMIDT (46) bei derselben Form, indem er zwei Urmesodermzellen bei *Succinea* beschreibt, welche am vegetativen Pol in die Furchungshöhle rücken. Den Ursprung der Zellen konnte SCHMIDT nicht feststellen. Der Verfasser bemerkte bei dieser Form, dass keine Mesodermstreifen zur Ausbildung gelangten, sondern die Zellen zerstreut in der Furchungshöhle lagen.

Einige interessante Resultate wurden neuerdings von CRAMPTON (35) bei zwei Süßwasserpulmonaten, *Physa heterostropha* und *Limnaea columella*, gefunden. *Physa* besitzt eine linksgewundene Schale, während *Limnaea* rechtsgewunden ist. Während nun *Limnaea*, wie die übrigen untersuchten Formen mit rechtsgewundener Schale, ihre Mikromeren nach rechts abschnürt, wie überhaupt der ganze Verlauf der Furchung eine Rechtsdrehung aufweist, tritt bei *Physa*, welche eine linksgewundene Schale besitzt, der umgekehrte Modus in der Furchung auf. Alle Blastomeren zeigen eine ausgesprochene Drehung nach links.

Den Ursprung des Mesoderms hat der Verfasser leider noch nicht verfolgt, so dass wir weitere Mittheilungen abwarten müssen. Würden jedoch auch hier Urmesodermzellen aufgefunden werden, so würde möglicherweise ihre Abschnürung auch in entgegengesetzter Richtung stattfinden, wie bei allen übrigen bekannten Formen.

Ohne Zweifel haben wir auch bei *Siphonaria*, welche neuerdings von FUJITA (37) auf ihre Furchung hin untersucht wurde, ähnliche Verhältnisse wie bei den vorstehend beschriebenen Formen. Das Mesoderm entsteht, wie gewöhnlich, aus dem hinteren, größeren Makromer. Es ist indessen sehr interessant, dass noch ein Theil des Mesoderms aus Mikromeren der vierten Generation gebildet wird.

Nach diesen Ergebnissen war es nicht wunderbar, dass der Ursprung des Mesoderms allein auf die so häufig auftretenden Urmesodermzellen zurückgeführt und nachdrücklich von jeher die Ansicht zurückgewiesen worden war, dass Ektodermzellen aus ihrem Epithelverbande in die primäre Leibeshöhle rücken könnten, um dort zu Mesodermzellen zu werden.

Die Angaben betreffs dieses letzteren Punktes haben sich jedoch

in neuerer Zeit so stark vermehrt, dass sie nicht mehr ignorirt werden können.

Ich habe bereits in meiner Litteraturübersicht die Fälle zusammengestellt, in denen eine ektodermale Entstehung des mittleren Blattes mehr oder weniger sicher behauptet worden war. In jener Zeit hätten sie nicht die Beachtung gefunden und den Werth gehabt wie heute, nachdem die speciellen Arbeiten WILSON's (31), LILLIE's (45) etc. der Öffentlichkeit übergeben worden sind.

In meiner Arbeit habe ich SARASIN (*Bythinia*), BOBRETZKY (*Fusus*), FOL (einige Gastropoden) und SALENSKY (*Vermetus*) als Vertreter der Auffassung von der ektodermalen Entstehung des Mesoderms genannt.

Ich hatte mich auf die Gastropoden beschränkt. LILLIE (45) führt jedoch in seiner speciellen Arbeit noch Fälle aus anderen Gruppen an, und ich will es mir nicht versagen, sie an dieser Stelle ebenfalls kurz zu erwähnen.

Verfasser erwähnt, dass die Beobachtungen SARASIN's wie FOL's durchaus nicht ganz zu verwerfen seien, obgleich sowohl bei *Bythinia* von v. ERLANGER (7), wie bei *Clione* von KNIPOWITSCH (13) und bei *Planorbis* von RABL (24) Urmesodermzellen beobachtet seien.

Bei *Cyclas* sollen nach ZIEGLER (32) möglicherweise an bestimmten Stellen des Ektoderms Mesenchymzellen in die primäre Furchungshöhle einwandern. STAUFFACHER (47) wagt dasselbe ebenfalls bei *Cyclas*, wenn auch nur schüchtern anzudeuten, obgleich auf seiner Abbildung Fig. 32 das Auswandern einer Ektodermzelle deutlich gezeichnet ist.

Wir wissen aus den früheren Arbeiten von KLEINENBERG (41) und WILSON (31), dass Ersterer bei *Lopadorhynchus*, Letzterer bei *Nereis* die Betheiligung von Ektodermzellen zur Bildung mesodermaler Organe aufgestellt hat. Fernerhin lenkt der Verfasser die Aufmerksamkeit der Leser auf GOETTE's Figuren über *Anodonta* (38), in deren primärer Leibeshöhle Mesenchymzellen liegen, welche LILLIE vom Ektoderm entstanden denkt.

Ebenfalls hatte bereits früher LANKESTER für das Pilidium eine Betheiligung von Ektodermzellen für den Aufbau mesodermaler Organe in Anspruch genommen.

Speciell bei *Unio* (LILLIE, 45) schnürt sich auf dem 32zelligen Stadium eine große Mesodermzelle von dem hinteren Makromer ab. Diese lässt im Verlauf der Furchung die Mesodermstreifen entstehen.

Es ist nun von Interesse, dass nicht das ganze mittlere Blatt

aus diesen Mesodermstreifen hervorgeht, sondern mesodermale Gebilde der Larvenperiode, wie z. B. die Strangzellen der Autoren, welche allseitig die primäre Leibeshöhle durchziehen, aus eingewanderten Ektodermzellen gebildet werden.

Lillie nennt dieses Mesenchym im Gegensatz zu den echten Mesodermstreifen »larvales Mesoderm«.

Ähnliche Verhältnisse wurden bei *Paludina* von mir vorgefunden, ohne dass es jedoch möglich war, Mesodermstreifen, entstanden aus Urmesodermzellen, nachzuweisen.

Ich muss nun zum Schluss noch auf eine kleinere Mittheilung, welche nochmals die Mesodermfrage bei *Paludina vivipara*, der von mir untersuchten Form, behandelt, etwas genauer eingehen.

Im Morphol. Jahrb., XXII. Bd. 1894, p. 113—118 (36) findet sich eine Notiz v. Erlanger's über die Bildung des Mesoderms bei *Paludina vivipara*, welche v. Erlanger bereits im Jahre 1891 in einer größeren Arbeit behandelt hatte. Der Verfasser hält hierin auf Grund beigegebener Photogramme seine in vorliegender Abhandlung widerlegte Behauptung über das Vorkommen von Cölomsäcken bei *Paludina* aufrecht, nachdem in dem Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte von Korschelt und Heider Zweifel über die Richtigkeit der früheren Befunde v. Erlanger's geäußert worden waren.

Überblickt man die der Schrift beigegebene Tafel V, so ist ersichtlich, dass die Photogramme nicht zur Stützung der Befunde v. Erlanger's dienen können.

Betrachten wir kurz die gegebenen vier Photogramme, so bemerken wir, dass dasjenige in Fig. 1 nahezu vollständig der Zeichnung entspricht, welche rechts daneben nochmals gegeben wurde, obwohl auch diese Abbildung nicht als eine den Schnitt genau erläuternde Zeichnung anzusehen ist, da Zahl und Größe der Zellen (z. B. auf der linken Seite der Figur) in Zeichnung und Photogramm nicht entsprechend sind. Dieses Bild stellt eine ältere Gastrula dar und beweist, dass keine Mesodermzellen in der Furchungshöhle zu finden sind. Solche kommen, wie ebenfalls aus meinen Abbildungen zu ersehen ist, thatsächlich nicht vor.

Da auf diesem jungen Stadium die Bildung eines Cöloms noch nicht vor sich gehen kann, weil überhaupt keine Mesodermzellen vorhanden sind, so würde dieser Schnitt für unsere Betrachtung nicht ganz von derselben Bedeutung sein, wie die nachfolgenden. Was die Brauchbarkeit der Abbildung anbelangt, so ist sie die einzige,

auf welcher Zellgrenzen und Zellkerne gut wiedergegeben sind, sonst dient sie nur dazu, um den weniger guten Erhaltungszustand der in den übrigen Figuren dargestellten Schnitte deutlich zu machen.

Die nächste Abbildung (Fig. 2) giebt uns ein nicht besonders gut ausgeführtes Photogramm mit verwaschenen Kernen und Zellgrenzen wieder, so dass sich unwillkürlich der Gedanke aufdrängt, man habe es mit minderwerthig erhaltenem Material zu thun. v. Erlanger bezeichnet dieses als sein »allerwichtigstes Stadium«. Es ist mir beim besten Willen nicht möglich, das aus dem Schnitt herauszulesen, was der Verfasser hineinlegt. Speciell an einer sehr wichtigen Stelle des Präparates, am Übergange des Urdarmes in das Cölom, sind die Zellen undeutlich, so dass sie das Aussehen von Plasmamassen annehmen, an denen eine Zellenstruktur nicht zu unterscheiden ist. In der Zeichnung freilich findet sich das Fehlende ergänzt; ein Vergleich derselben mit dem Photogramm ergiebt, dass sie diesem noch weniger entspricht, als es bei der vorigen Figur der Fall war. Nebenbei bemerke ich, dass ich nach meinen Erfahrungen den vermeintlichen Cölomsack für eine Anhäufung von Mesenchymzellen und das betreffende Stadium für älter halten muss, als v. Erlanger es thut. Aus diesen Gründen vermag ich dem Stadium die Beweiskraft nicht zuzuerkennen, welche ihm von v. Erlanger beigelegt worden ist. Ich möchte glauben, dass Jeder, welcher die Abbildung objektiv betrachtet, mir beipflichten wird. Wie v. Erlanger das Stadium zu deuten wusste, lehrt die beigegebene schematisirte Figur.

Die nächste Figur (Fig. 3) stellt einen Querschnitt durch die Mitte eines Eies dar. Der Cölomsack soll sich bereits vom Urdarm abgeschnürt haben. Die Abbildung (Photogramm) ist jedoch noch weit unklarer als Fig. 2, so dass es unmöglich ist, auch nur das Geringste mit einiger Sicherheit daraus zu erkennen. Ich kann nicht recht verstehen, wie der Verfasser die dabeistehende Figur aus dem Photogramm herauskonstruirt hat.

Wir können bei dieser Abbildung nicht mit Sicherheit entscheiden, wie der Schnitt geführt worden ist. Die ganze Form des Keimes, die Lage der Velarzellen, das Verhalten der übrigen Zellen scheint beinahe mehr dafür zu sprechen, dass wir hier eher einen Längsschnitt als einen Querschnitt vor uns haben. Eigenthümlich ist auf diesem Stadium das Verhalten des Mesoderms. Es soll als Cölomsack abgeschnürt sein. Es ist nun möglich, ein paar unregelmäßige Zellhaufen neben dem Entoderm zu bemerken, dass diese

aber einen abgeschnürten Cölomsack vorstellen, kann man gewiss nicht sagen. In welcher Weise der betreffende Schnitt durch die Zeichnung ergänzt wurde, eine Art und Weise, die meines Erachtens nicht erlaubt ist, lässt sich durch eine Vergleichung von Zeichnung und Photogramm wieder ohne Weiteres erkennen, und ich halte es nicht für nöthig, auf die Differenzen beider im Speciellen einzugehen. Die zuletzt beschriebenen beiden Stadien werden von v. Erlanger als beweisend angesehen. Ob sie es sind, überlasse ich dem Urtheil der Fachgenossen.

Das letzte Stadium (Fig. 4) ist von geringerer Bedeutung für die Streitfrage des Mesodermursprunges. Ich will jedoch trotzdem ein paar Worte darüber sagen. Es stellt ein älteres Stadium der Entwicklung im Frontalschnitt dar und soll beweisen, dass wir ganz »deutlich« ein parietales und viscerales Cölomblatt unterscheiden können.

Ich habe mich vergeblich bemüht, eine Andeutung der beiden Blätter in dem betreffenden Photogramm zu finden. Im Schema, welches der Verfasser zur Erläuterung rechts daneben zeichnet, ist das Cölom vorhanden, aber im Photogramm fehlt es. Ich sehe beim besten Willen immer nur zwischen Ektoderm und Entoderm dieses Stadiums eine (mesodermale) Zellenschicht und kann keine Andeutung einer zweiten auffinden. Fernerhin konstatirt der Verfasser nach nochmaliger genauer Durchsicht seiner Präparate nachträglich auf dem zuletzt erwähnten Stadium zwei Zellen, in der Nähe des Blastoporus in der Furchungshöhle liegend, welche er für Urmesodermzellen anspricht, so dass also nicht nur durch einen Urdarmdivertikel, sondern auch durch Urmesodermzellen das Mesoderm gebildet würde.

Ich habe genau festgestellt, dass die erwähnten beiden hellen Zellen, welche niemals vollständig frei in der Furchungshöhle liegen, sondern im Epithelverbande verbleiben, keine Elemente zur Bildung des mittleren Blattes liefern, sondern höchst wahrscheinlich als sog. »Analzellen« anzusprechen sind. Sie sind auf meinen Abbildungen deutlich zu erkennen.

Es genügt mir, feststellen zu können, dass auch in der angeführten Publikation v. Erlanger's die Theorie des Cölomsackes nicht die geringste Stütze gefunden hat, sondern durch die Wiedergabe ungenügender Präparate in Photogrammen noch hinfälliger gefunden ist.

Wie die Bildung des Mesoderms vor sich geht, und wie der Schluss des Blastoporus zu Stande kommt, ist aus meiner Untersuchung

zu ersehen, so dass ich an dieser Stelle nicht nochmals darauf einzugehen brauche.

Hervorheben möchte ich hier nochmals, dass ich die Untersuchungen über den Ursprung des Mesoderms bei *Paludina* bereits vor drei Jahren abgeschlossen hatte, jedoch bis heute zur Kontrolle fortgeführt habe, ohne dass es mir gelungen wäre, auch nur im geringsten meine Ansicht über das Gewonnene ändern zu können. Ich verfügte während dieser Zeit über eine bedeutende Zahl von Furchungsstadien wie älteren Embryonen, so dass ich den wohlgemeinten Rath v. Erlanger's, »Tönniges hätte bei der Gastrulation beginnen und sich alle Stadien bis zur Auflösung des Cölomsackes in Spindelzellen in möglichst großer Anzahl verschaffen sollen«, bereits lange Zeit vorher befolgt hatte, ehe er gegeben wurde. Ich habe nicht nur mit der Gastrulation begonnen, sondern habe mich auch in eingehender Weise mit der Furchung beschäftigt. Fernerhin habe ich eine große Anzahl von Schnittserien hergestellt, so dass auch nach dieser Seite hin meine Untersuchungen auf sicherer Basis ruhen.

Marburg i. Hessen, den 20. Februar 1896.

Litteraturverzeichnis.

1. F. Blochmann. Über die Entwicklung von Neritina fluviatilis Müll. Diese Zeitschr. Bd. XXXVI. 1881.
2. F. Blochmann. Beiträge zur Erkenntnis der Entwicklung der Gastropoden. Diese Zeitschr. Bd. XXXVIII. 1883.
3. N. Bobretzky, Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XIII. 1877.
4. O. Bütschli, Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. Über Paludina vivipara. Diese Zeitschr. Bd. XXIX. 1877.
5. E. G. Conklin, Preliminary Note on the Embryology of Crepidula fornicata and Urosalpinx cinerea. John Hopk. Univ. Circ. Vol. X. 1891.
6. R. v. Erlanger, Zur Entwicklung von Paludina vivipara. I. Theil. Morph. Jahrb. v. Gegenbaur. Bd. XVII. 1891.
7. R. v. Erlanger, Zur Entwicklung von Bythinia tentaculata. Mitth. d. zool. Stat. zu Neapel. Bd. X. 1892.
8. H. Fol, Études sur le développement des Ptéropodes. Archives de zoologie expérimentale. Vol. IV. 1875.
9. H. Fol, Études sur le développement des Heteropodes. Archives de zoologie expérimentale. Vol. V. 1876.

10. H. Fol, Développement des Gastéropodes pulmonés. Archives de zoologie expérimentale. Vol. VIII. 1879—1880.
11. M. Ganin, Beitrag zur Lehre von den embryonalen Blättern bei den Mollusken. Warschauer Universitätsberichte. 1873. Referat darüber im Jahresbericht über Anat. und Physiol. Bd. II. 1872.
12. C. A. Haddon, Notes on the development of Mollusca. Quart. Journal of Microsc. Science. Vol. XXII. 1882.
13. H. v. Ihering, Entwicklungsgeschichte von Helix. Jenaische Zeitschr. für Naturwissenschaft. Bd. IX. 1875.
14. N. Knipowitsch, Über die Entwicklung von Clione limacina. Biol. Centralblatt. Bd. XI. 1891.
15. A. Kowalevsky, Embryogénie du Chiton Polii. Annales du Musée d'histoire naturelle de Marseille. Tome I. 1882.
16. A. Kowalevsky, Étude sur l'embryogenie du Dentale. Annales du Musée d'histoire naturelle de Marseille. Tome I. 1883.
17. F. Leydig, Über Paludina vivipara. Diese Zeitschr. Bd. II. 1850.
18. E. Ray Lankester, On the development of the Pond Snail. Quart. Journ. of microscopical Science. 1874.
19. E. Ray Lankester, On the invaginate Planula or diploblastic phase of Paludina vivipara. Quart. Journ. of microsc. Science. N. S. XV. 1875.
20. E. Ray Lankester, On the coincidence of the Blastopore and Anus in Paludina vivipara. Quart. Journ. of microsc. Science. Bd. XVI. 1876.
21. L. Manfredi, Le prime fasi dello sviluppo dell' Aplysia. Atti acad. Napoli. Vol. IX. 1882.
22. J. Playfair MacMurrich, A contribution to the embryology of the prosobranch Gastropods. Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. III. 1886.
23. William Patten, The embryology of Patella. Arbeiten d. zool. Instituts zu Wien. Bd. VI. 1885.
24. C. Rabl, Die Ontogenie der Süßwasserpulmonaten. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. IX. 1875.
25. C. Rabl, Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morphol. Jahrb. Bd. V. 1879.
26. C. Rabl, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchier. Sitzber. der k. Akademie der Wiss. Wien. LXXXVI. Jahrg. 1883.
27. C. Rabl, Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb. Bd. XV. 1889.
28. W. Salensky, Beiträge zur Entwicklung der Prosobranchiaten und Referat. Diese Zeitschr. Bd. XXII. 1872.
29. W. Salensky, Études sur le développement du Vermet. Archives de Biologie. Vol. VI. 1885.
30. P. Sarasin, Die Entwicklungsgeschichte der Bythinia tentaculata. Inaug.-Dissertation. Wiesbaden 1882.
31. Wladimir Wolfson, Die embryonale Entwicklung des Lymnaeus stagnalis. Bullet. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg. 26. Jahrg. 1880.
32. E. Wilson, The Cell-Lineage of Nereis. A contribution to the cytogeny of the Annelid body. Journ. of Morphology. Vol. VI. 1892.
33. H. Ziegler, Die Entwicklung von Cyclas cornea. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.

Nachtrag.

34. E. G. Conklin, The Cleavage of the Ovum in Crepidula fornicata. Zool. Anzeiger. 15. Jahrg. 1892.
35. H. E. Crampton, Reversal of Cleavage in a Sinistral Gastropod. Annals. N. Y. Acad. Sci. VIII. 1894.
36. R. v. Erlanger, Zur Bildung des Mesoderms bei Paludina vivipara. Morph. Jahrb. Bd. XXII. 1894.
37. T. Fujita, Preliminary note on the mesoderm formation of Pulmonata. Zool. Magazine. Vol. VII. No. 79. Tokyo 1895.
38. Goette, Bemerkungen über die embryonale Entwicklung von Anodonta piscinalis. Diese Zeitschr. Bd. LII. 1891.
39. K. Heider, Über die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus. Theil I. p. 12.
40. R. Heymons, Zur Entwicklungsgeschichte von Umbrella mediterranea. Diese Zeitschr. Bd. LVI. 1893.
41. N. Kleinenberg, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1885.
42. Kofoid, On some larvs of cleavage in Limax. in: Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences. January 1894.
43. Kofoid, On the early development of Limax. Bull. of the Mus. of comp. Zool. at Harv. Coll. Vol. XXVII.
44. Korschelt u. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Heft III. 1893.
45. F. R. Lillie, The Embryology of the Unionidae. Journal of Morphology. Vol. X. 1895.
46. F. Schmidt, Die Furchung und Keimblätterbildung der Stylommatophoren. Zool. Jahrbuch. Bd. VII. Abth. f. Anat. u. Ontog. 1894.
47. H. Stauffacher, Eibildung und Furchung bei Cyclas cornea. Inaug.-Dissertation der Universität Zürich. Jena 1893.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen.

Animl.P, animaler Pol;
an, After;
blp, Blastoporus;
D, Darm;
dors, dorsal;
E, Enddarm;
F, Furchungshöhle;
Fu, Fuß;
L, Leber;
M, Magen;
Mf, Mantelfalte oder Mantelwulst;
ms, Mesoderm;
Oe, Ösophagealeinstülpung;
Os, Mund;
P, Perikard (*P* linker, *P'* rechter Abschnitt);
R, Radulasack;
Schd, Schalendrüse;
Scha, Schale;
Sept, Septum;
Sf, Schalenfalz;
vegt.Pol, vegetativer Pol;
vent, ventral;
V, Velum.

Die Abbildungen sind mit dem Abbé'schen Zeichenapparat gezeichnet. Die Fig. 1—14 sind bei Zeiss 1/18 Immersion in Verbindung mit Ocular I angefertigt. Den übrigen Abbildungen sind die Vergrößerungen beigefügt; zumeist wurde für dieselben die Vergrößerung F und Ocular I gebraucht.

Tafel XXV.

Fig. 1. Längsschnitt durch eine Blastula mit geringer, excentrisch gelagerter Furchungshöhle.

Fig. 2. Längsschnitt durch eine ältere Blastula, deren abgeplatteter vegetativer Pol die beginnende Invagination anzeigt.

Fig. 3. Längsschnitt durch eine junge Gastrula mit geringer Tiefe des Urdarmes.

Fig. 4. Längsschnitt durch eine etwas ältere Gastrula.

Fig. 5. Etwas weiter entwickelte Gastrula mit verengtem Blastoporus.

Fig. 6. Vollendete Gastrula ohne Mesoderm, bei welcher der Urmund seine größte Enge erreicht hat (Längsschnitt).

Fig. 7. Sagittaler Längsschnitt durch einen jungen Embryo, bei welchem das Mesoderm in Entstehung begriffen ist. Der Blastoporus ist geschlossen.

Fig. 8. Zweiter sagittaler Schnitt durch dasselbe Stadium.

Fig. 9. Sagittaler Längsschnitt eines Embryos, welcher auf ungefähr derselben Entwicklungsstufe steht wie der der Fig. 7 und 8. Alle drei Schnitte demonstriren die erste Entstehung des Mesoderms durch Auswanderung von Ektodermzellen (*ms*).

Fig. 10. Sagittaler Schnitt durch ein etwas älteres Stadium mit vermehrter Zelleinwanderung.

Fig. 11. Abermals ein sagittaler Längsschnitt mit verstärkter Mesodermbildung in die etwas erweiterte Furchungshöhle. Der präorale Wimperkranz ist aufgetreten (*V*).

Fig. 12. Sagittaler Längsschnitt (dieselbe Serie).

Fig. 13. Abbildung eines Stadiums, in welchem die Zellauswanderung ihren Höhepunkt erreicht hat. Die Anlage der Schalendrüse macht sich als Verdickung der dorsalen Ektodermwand bemerkbar (sagittaler Längsschnitt).

Fig. 14. Dasselbe Stadium mit neu gebildeter Afteröffnung.

Fig. 15. Sagittaler Längsschnitt durch einen Embryo, bei welchem die ventrale Mesodermschicht ausgebildet ist und nur noch vereinzelt Ektodermzellen in die primäre Leibeshöhle treten. Vergr. 540.

Tafel XXVI.

Fig. 16. Sagittaler Längsschnitt durch das Trochophorastadium von Paludina. Das Stomodaeum (*Oe*) beginnt sich zu bilden. Die Schalendrüse hat sich etwas eingesenkt. Die ventrale Mesodermmasse hat sich aufgelöst. Vergrößerung 405.

Fig. 17. Etwas älteres Stadium (Trochophora). Der Fuß (*Fu*) beginnt sich vorzuwölben. Vergr. 405.

Fig. 18. Frontalschnitt durch das Stadium Fig. 17, um die vollständige Auflösung der ventralen Mesodermschicht zu zeigen. Vergr. 540.

Fig. 19. Querschnitt durch das Hinterende eines Embryo, welcher etwas

älter als derjenige auf Fig. 17 ist. Die Schalendrüse ist getroffen, sie enthält in ihrem ausgeschiedenen Conchiolin den erwähnten Chitinpfropf. Zu beiden Seiten des Darmes an der Ventralfläche des Embryos sind zwei Mesodermanhäufungen (*P* und *P'*) aufgetreten. Aus ihnen bilden sich die beiden Perikardialbläschen. Vergr. 405.

Fig. 20. Querschnitt durch ein etwas älteres Stadium. In den beiden Anhäufungen sind Hohlräume aufgetreten. Vergr. 405.

Fig. 21. Querschnitt durch ein späteres Stadium. Die Schale beginnt sich zu bilden. Die beiden Perikardialbläschen sind zusammengerückt und bilden durch Aneinanderlegen zweier Wände das Septum (*Sept*). Vergr. 405.

Fig. 22. Längsschnitt sagittal durch dasselbe Stadium. Vergr. 145.

Fig. 23. Querschnitt durch ein älteres Stadium. Das Septum hat sich aufgelöst, und es ist ein einheitlicher Perikardialraum vorhanden. Vergr. 355

Über das knorpelige Skelett von Ammocoetes branchialis nebst Bemerkungen über das Knorpelgewebe im Allgemeinen.

Von

Prof. Dr. **Josef Schaffer**

in Wien.

Mit Tafel XXVII—XXIX.

Inhalt.

1. Morphologie des Kiemenskelettes von Ammocoetes.

Das knorpelige Skelett der Cyclostomen ist so oft beschrieben worden, dass es überflüssig erscheinen könnte, dasselbe einer neuerlichen Untersuchung zu unterziehen.

Eine eingehende Beschäftigung mit der Erforschung des feineren Baues von Ammocoetes, die andere Ziele verfolgte, hat mich jedoch zur Überzeugung geführt, dass sämmtliche Schilderungen, welche über das Kiemenskelett dieses Thieres vorliegen, in irgend einem Punkte mangel- oder fehlerhaft sind, so dass eine neuerliche Beschreibung dieser merkwürdigen und den Cyclostomen specifischen

Organisation nicht ohne Interesse sein dürfte. Auch haben sich dabei einige Thatsachen von allgemein histologischer Bedeutung ergeben, welche gleichzeitig bekannt gemacht werden sollen.

So einfach sich der Aufbau des Schädelskelettes der Cyclostomen gestaltet, so verwickelt ist der des Kiemenkorbes, obwohl hier die Larve von Petromyzon viel einfachere Verhältnisse bietet, wie das fertige Geschlechtsthier.

Aber gerade dieser relativen Einfachheit wegen müssen wir nach einer möglichst vollkommenen Erkenntnis trachten, obgleich ich den Verhältnissen des Kiemenskelettes bei den Cyclostomen als Grundlage einer vergleichenden Betrachtung des Kiemenskelettes der höheren Wirbelthiere nicht jene Bedeutung beimesse, wie es von manchen Seiten geschehen ist; denn bei den Cyclostomen handelt es sich, wie FÜRBRINGER[1] mit Recht betont hat, um Verhältnisse, welche durch sekundäre Anpassung, — deren formbestimmender Einfluss kaum anderswo so deutlich zu Tage tritt, wie bei dieser Thierklasse — so sehr verändert und verwischt sind, dass wir den ursprünglichen Grundplan kaum mehr ahnen können.

Ich habe die Form des Kiemenkorbes durch die anatomische Präparation mit Schere und Pincette darzustellen versucht, und zwar eignen sich dazu vorzüglich in MÜLLER'scher Flüssigkeit erhärtete Objekte. Die MÜLLER'sche Flüssigkeit erhält die Knorpel elastisch und biegsam, in ihren natürlichen Krümmungsverhältnissen und auch ihre Farbe an längere Zeit in Wasser liegenden Stücken so weiß, dass die feinsten Knorpelspangen sich deutlich von der tiefgebräunten Muskulatur abheben; dabei erscheint letztere so brüchig, dass sie sich leicht entfernen lässt. Schwierigkeiten bieten nur die fibrösen Texturen, doch gelingt es bei einiger Vorsicht auch diese ohne Schaden für das Knorpelgerüst zu entfernen.

Diese Art der Präparation bietet gegenüber den Macerationsmethoden in Salpetersäure (LANGERHANS), kochendem Eisessig (SCHNEIDER) u. A. bei der Zartheit vieler Knorpeltheile bei Ammocoetes große Vortheile und entsprechen die mittels derselben vom Kiemenkorb gewonnenen Bilder in der That vollkommen der Wirklichkeit, wie man sich durch die direkte Beobachtung am lebenden Thier, andererseits durch das Studium von Schnittserien überzeugen kann.

Die Beobachtung mittelgroßer, 8—12 cm langer Larven des

[1] Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Muskulatur des Kopfskelettes der Cyclostomen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. IX. 1875.

kleinen Neunauges, welche man in einem durchsichtigen Glase in Wasser hält, gestattet überhaupt eine ganze Reihe von Thatsachen anatomischer und physiologischer Natur festzustellen, auf die ich diesmal nicht näher eingehen will; ich erwähne nur, dass die Haut der Thiere so durchsichtig ist, dass die unter derselben gelegenen Augen sehr gut als dunkel pigmentirte Flecke wahrgenommen werden können. Bei der ziemlich vollkommen entwickelten Retina dieses Auges ist es daher sehr wahrscheinlich, dass die Thiere, trotz der tiefen Lage des Auges Lichtempfindung besitzen, wofür auch ihre beständige Unruhe und das Bestreben, zu entfliehen oder einen dunklen Ort aufzusuchen, sprechen, wenn sie grell beleuchtet werden[1]. Durch die Haut sieht man aber auch nahezu das ganze Kiemengerüst, mit Ausnahme der dorsalsten Partien desselben vollkommen deutlich und kann man so ein Verhältnis desselben nachweisen, welches bisher allen Beobachtern entgangen ist. Mit der Lupe kann man auch die einzelnen Bündel der Kiemenkorbmuskulatur und ihren Verlauf wahrnehmen. Die dorsale Körpermuskulatur jedoch ist zu dick und verhindert durch die dachziegelartige Anordnung der fibrösen Myosepten die Wahrnehmung der unmittelbar unter der Chorda gelegenen Theile; hier musste zur Kontrolle der anatomischen Präparate die Rekonstruktion von Quer-, Frontal- und Sagittalschnittserien zu Hilfe genommen werden.

Entfernt man die Haut und die ventrale Körpermuskulatur, was leicht gelingt, so bekommt man ohne viele weitere Präparation die ventrale Hälfte des Kiemenkorbes bis zum ventralen Rande der äußeren Kiemenrinne zur Ansicht, wie ich sie in Fig. 3 (von der Seite) und Fig. 2 von unten her dargestellt habe. Die betreffende Larve maß beiläufig 15 cm, der unversehrte Schädel ist in Fig. 1 in natürlicher Größe dargestellt.

Gewöhnlich wird in der Beschreibung des Kiemenkorbes von sieben Knorpelquerstäben, die durch vier längsverlaufende mehr oder minder vollständig verbunden erscheinen, gesprochen; der Einfachheit wegen behalte ich diese Vorstellung zunächst bei und bezeichne ich die vier Längsstäbe ihrer Lage nach als ventralen, hypo-

---

[1] Denselben Grund für ein »unzweifelhaft« vorhandenes Lichtempfindungsvermögen bei Myxine führt W. Krause an (Die Retina. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Hist. Bd. III, 1886, p. 19). — An Querdern, die im Dunkeln vollkommen ruhig lagen, konnte ich wiederholt beobachten, dass sie vor plötzlicher Beleuchtung, z. B. durch ein brennendes Streichholz, zurückwichen, wie vor einem unangenehmen Reiz.

tremalen, epitremalen und subchordalen, um die schwerfälligen Bezeichnungen mittlerer oberer und mittlerer unterer Längsstab zu vermeiden. In Wirklichkeit entspricht eine solche Auffassung nicht vollkommen den thatsächlichen Verhältnissen, sie erleichtert jedoch immerhin die Beschreibung.

Betrachten wir den Kiemenkorb zunächst von der Bauchfläche aus, so sehen wir (Fig. 2) die ventralen Längsstäbe (*VLS*) zu beiden Seiten der ventralen Mittellinie gelegen; sie besitzen entsprechend dem II. bis VII. Kiemensacke sechs mit ihren Konvexitäten einander zugekehrte Krümmungen, deren lateraler Rand den Konstriktoren des Kiemenkorbes theilweise zum Ansatze dient. Während diese Bogen der ventralen Längsstäbe unter dem V., VI. und VII. Kiemensacke mit ihren Konvexitäten auf kurze Strecke mit einander verwachsen, weichen sie vom V. Kiemensacke an rostrad immer weiter aus einander zur Aufnahme des hier sich vorwölbenden mächtigen Körpers der Thyreoidea (*Thr*).

Diese Verwachsung der beiden ventralen Längsstäbe (Fig. 2 VLS_5—VLS_7) kann man bereits an der lebenden Larve wahrnehmen, und trotzdem wurde dieselbe bisher von sämmtlichen Beobachtern übersehen.

RATHKE[1] stellt Taf. III, Fig. 15 wohl das Auseinanderweichen der ventralen Längsstäbe zur Aufnahme der Thyreoidea, deren Bedeutung er jedoch noch nicht kannte, dar, lässt aber dieselben vollkommen getrennt verlaufen. Auch SCHNEIDER[2] beschreibt die beiden Hälften des Kiemenkorbes am Bauche als getrennt; »am fünften und sechsten Kiemenloch berühren sie sich ..... weiter nach vorn entfernen sie sich aber immer noch mehr«. Dieselbe Darstellung giebt BUJOR[3], während nach PARKER[4] die ventralen Längsstäbe aus einer Reihe kurzer Bogen gebildet erscheinen, die in der ganzen Ausdehnung der Bauchlinie, also auch im Bereich der Thyreoidea sich ihre Konvexitäten fast bis zur Berührung genähert zukehren (vgl. seine Fig. 9 auf Taf. XXV).

---

[1] Bemerkungen über den inneren Bau des Querders und des kleinen Flussneunauges. Neueste Schriften d. naturf. Ges. in Danzig. Bd. II, 2. Hft. 1827.

[2] Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Berlin 1879.

[3] Contribution a l'étude de la métamorphose de l'Ammocoetes branchialis en Petromyzon Planeri. Thèse de Genève. Extrait de la Revue biologique du Nord de la France. T. III. 1891.

[4] On the Skeleton of the Marsipobranch Fishes. Philosoph. Trans. 1883.

Dass es sich an den angegebenen Stellen in der That um eine vollständige und echte Verwachsung der beiden Knorpelhälften handelt, kann man am besten an Frontal- oder Querschnitten sehen. Ich halte es für nöthig, dies zu betonen, da SCHNEIDER an einer Stelle (l. c. p. 56) bemerkt, die beiden Hälften des Kiemenkorbes seien durch Schleimknorpel verbunden. In Fig. 5 ist eine solche Verwachsungsstelle im Frontalschnitt dargestellt; ein stärkerer Knorpelgrundsubstanzbalken zeigt die mediane Verwachsungsstelle an und beweist auch, dass diese Verwachsung eine sekundäre ist[1]. Sie tritt jedoch ziemlich früh, bereits bei Larven von 3 cm Länge, möglicherweise auch schon früher auf. Die Bedeutung derselben ist wohl in der erhöhten Festigkeit und Widerstandsfähigkeit zu suchen, welche eine solche Verbindung gegen Druck von außen gewährt.

Die rostralen Enden der ventralen Längsstäbe setzen sich, in schönen Bogen nach außen, aufwärts und vorwärts ziehend, in den ersten Querstab fort, welcher in seiner ventralen Hälfte eine kopfwärts gerichtete Krümmung zeigt (Fig. 3 bei *1*), über welcher dann eine noch stärkere, zweite folgt (Fig. 3 *VS*), die den ersten, äußeren Kiemensackausführungsgang kopfwärts umfasst. Die dorsale Hälfte des ersten Querstabes zeigt ebenfalls wieder eine kleinere, kopfwärts gerichtete Krümmung, über welcher derselbe bald die Chorda erreicht, um zu beiden Seiten derselben in eine sagittale Richtung kopfwärts umzubiegen (Fig. 4 *SLS'*).

So zeigt der erste Querstab, welcher zugleich der längste ist, in einem kontinuirlichen Zuge emporziehend drei kopfwärts gerichtete Krümmungen, wovon die mächtigste mittlere sich zugleich

---

[1] Bei M. S. SCHULTZE (Die Entwicklungsgeschichte von Petromyzon Planeri. Gekrönte Preisschrift, Haarlem 1856, p. 29) findet sich eine Stelle, welche möglicherweise so gedeutet werden könnte, als ob er die ventrale Verwachsung bereits gesehen hätte. Er sagt bei der Erörterung nach der Natur der Drüse, die wir heute als Thyreoidea bezeichnen: »Das Kiemenkorbskelett schließt sich später an der Bauchseite unter dieser Drüse, so dass diese zugleich von den Knorpelstäbchen umhüllt liegt.«

Durch die beschriebene Art der Verwachsung der ventralen Längsstäbe entstehen in der Bauchlinie zwei hinter einander gelegene rhombische, von Knorpel begrenzte Räume (vgl. Fig. 2), über welchen an Larven, die in Alkohol gehärtet wurden, die Haut in Form zweier seichter Gruben einsinkt. Diese Gruben finden sich bereits bei KAENSCHE (Beiträge zur Kenntnis der Metamorphose des Ammocoetes branchialis in Petromyzon. Zool. Beitr. v. SCHNEIDER. Bd. II, 1890, Taf. XVIII, Fig. 1) abgebildet, ohne dass er den Grund dieser Erscheinung weiter verfolgt hätte.

mit ihrer Konvexität lateralwärts ausbiegt, um sich so dem seitlich vorgewölbten ersten Kiemensacke (Fig. 3 *I*) anzuschmiegen.

RATHKE lässt von den zwei kleineren Krümmungen des ersten Querstabes ausgehend noch einen kopfwärts gekrümmten Knorpelbogen, parallel und vor der mittleren Krümmung verlaufen, der also gleichsam einen achten, d. h. den ersten Querstab vorstellen würde[1]. Die Beobachtung ist in so fern richtig, als in der That der erste Kiemensack an seiner rostralen Grenze von einem verdickten knorpelartigen Streifen (Fig. 4 *V*) umzogen wird, jedoch ist dies, wie NESTLER[2] richtig bemerkt, nicht hyaliner Kiemenknorpel, gleich den übrigen Querstäben, sondern der caudale, verdickte Rand einer Platte aus »Schleimknorpel«, einem Gewebe, das zuerst SCHNEIDER beschrieben hat und worauf ich noch zurückkomme.

Die übrigen Querstäbe der ventralen Hälfte des Kiemenkorbes ziehen an der Grenze je zweier Kiemensäcke stets von dem Punkte, wo sich zwei Bogenstücke der ventralen Längsstäbe treffen, an der rechten Körperseite als **S**-förmig, an der linken als verkehrt **S**-förmig gekrümmte Stäbe empor, um an den ventralen Rand der äußeren Kiemenrinne angelangt in einer Flucht in einen im Ganzen sagittal gerichteten, immer dünner werdenden Knorpelbogen überzugehen (Fig. 3 *HLS*), dessen dünne Spitze den nächst vorderen Querstab erreicht und sich mit ihm verbindet.

Diese dünnen, sagittalen Bogenstücke bilden in ihrer Gesammtheit den hypotremalen Längsstab, der demnach kein selbständiges Gebilde darstellt.

RATHKE übersah die Verbindung der rostralen Spitzen dieser hypotremalen Bogen mit den Querstäben oder glaubte sie vielmehr »durch ein zartes fibrös häutiges« Band hergestellt, so dass seine Fig. 10, Taf. III scheinbar das richtige Verhältnis darstellt. »Bei einigen wenigen Exemplaren des Querders jedoch fand ich einige wenige dieser Bänder vollkommen verknorpelt[3].«

Als eine gelegentliche Beobachtung von großem Interesse sei erwähnt, dass ich bei einem 9 cm langen Ammocoetes das Rudiment eines achten Querstabes gefunden habe, und zwar in Form eines ungefähr 0,2 mm langen Knorpelstückchens vom typischen Aussehen und Umfange der Querstäbe, rings von Schleimknorpel umschlossen

---

[1] Vgl. seine Abbildungen 9, 10, 15 und Text p. 73.

[2] Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Petromyzon Planeri. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 46. Bd. I. 1890. p. 10 des Sep.-Abdr.

[3] l. c. p. 72.

an der vorderen Grenze des ersten Kiemensackes; rechts fehlte er (Fig. 23 *RQ*). Sein horizontaler Abstand vom ersten vollständigen Querstab entsprach den Abständen der übrigen Querstäbe, sowie auch seine Lagerung ganz analog der Lagerung der übrigen Querstäbe auf demselben Frontalschnitte erschien.

Demnach muss kopfwärts vom ersten Kiemensack der ausgebildeten Larve auch ein achter, beziehungsweise wirklich erster Kiemensack oder das Rudiment desselben gesucht werden, welches in der That in Form der Pseudobranchialrinne DOHRN's vorhanden ist.

Das Vorkommen eines solchen rudimentären ersten Querstabes ist demnach ein neuer Beleg für die Richtigkeit der Anschauung DOHRN's[1] über die Bedeutung der Pseudobranchialrinne, für deren besondere Stellung gegenüber dem Wimperstreifensystem — mit dem der Entdecker desselben, SCHNEIDER, die Pseudobranchialrinnen ein Ganzes bilden ließ — ich auch ein besonderes histologisches Verhalten der letzteren ins Feld führen konnte[2].

Der letzte Querstab, welcher zugleich der kürzeste ist, bildet eine ziemlich starke, schwanzwärts gerichtete Krümmung (Fig. 2 und 3 bei 7) und setzt sich ähnlich, wie der erste in einer Flucht in ein hinter der letzten Kiemenöffnung aufsteigendes Stück (Fig. 3 und 4 *HS*) und in den dorsalen Theil des Querstabes fort.

An dem bisher beschriebenen Präparate, das in Fig. 3 dargestellt ist, lassen sich also nur der erste und letzte Querstab über die äußere Kiemenrinne verfolgen, der zweite bis sechste scheinen am ventralen Rande derselben sich direkt in die hypotremalen Bogen fortzusetzen. Entfernt man nun die dorsale Körpermuskulatur, indem man in der Rückennaht bis auf das häutige Rückenmarksrohr einschneidet und die Muskeln Myomer für Myomer abträgt, so sieht man, dass die dorsale Körperhälfte von einem Knorpelgerüst umschlossen wird, das mit einigen Modifikationen mit dem der ventralen Hälfte symmetrisch erscheint (Fig. 4), und zwar in Bezug auf die Frontanebene.

Unmittelbar unter dem Achsenrohre, welches Chorda und Rückenmark umfasst (Fig. 4 *A*), läuft zu beiden Seiten desselben ein ununterbrochener Längsstab *SLS*, den ich als subchordalen bezeichnet habe, bis über den zweiten Kiemensack, um hier zugespitzt zu

---

[1] Man vgl. die »Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers«. No. VIII, IX, XII und XIII dieses Autors in den »Mittheil. aus der Zoolog. Station zu Neapel« 1885, 1886, 1887 und 1888.

[2] Über das Epithel des Kiemendarmes von Ammocoetes etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV. 1895. p. 311.

endigen. Seine Fortsetzung erfährt er durch die kopfwärts sagittal gerichtete Krümmung des ersten Querstabes bei *SLS'*, der weiterhin parachordal zu liegen kommt und sich direkt in die Schädelbalken fortsetzt. Zwischen dem ersten und zweiten Querstab erleidet demnach der subchordale Längsstab eine Unterbrechung, wie dies zuerst NESTLER richtig angegeben hat. Wie dieser Autor gezeigt hat, findet sich diese Unterbrechung da, wo der untere Ast der Vena jugularis aufsteigt, um sich mit dem oberen zur Vena jugularis communis zu vereinigen[1].

Während der hypochordale Längsstab, so weit er von den verbreiterten dorsalen Enden des zweiten bis siebenten Querstabes gebildet wird, mit der Chorda durch die fibröse Schicht des Perichondriums verbunden ist, so dass zwischen Knorpel und Elastica stets noch ein von diesem Gewebe ausgefüllter Raum vorhanden ist (vgl. z. B. Fig. 6 bei *SLS*, Fig. 27, 28 *P*), lagert sich an der Stelle, wo sich das Kiemenskelett mit dem Schädelskelett verbindet, der Knorpel so dicht an die Chorda an, dass die Elastica chordae, welche dasselbe färberische Verhalten zeigt, wie die Knorpelgrundsubstanzbalken, als Grenzschicht des Knorpels erscheint.

Dabei ist diese Verbindung eine so feste, dass bei Isolation der Elastica fast immer Knorpelreste auf derselben sitzen bleiben. Wir werden auf das histologische Verhalten dieser Verbindungsstelle bei der Besprechung des Knorpelgewebes noch einmal zurückkommen; hier sei nur so viel bemerkt, dass die Verbindung durch einen dünnen Knorpelstreifen zu Stande kommt, welcher sich zwischen parachordalen Längsstab und Chorda einschiebt (Fig. 31 *K*).

RATHKE übersah das Vorhandensein dieses subchordalen Stabes und lässt, wie BORN[2], die oberen Enden der Querstäbe durch das Faserrohr der Chorda verbunden sein. SCHNEIDER hingegen lässt seine oberen Längsstäbe immer in der Mitte zwischen zwei Querstäben unterbrochen sein. PARKER stellt den oberen Längsstab als drehrundes Gebilde dar und lässt ihn ununterbrochen über sämmtliche Kiemensäcke hinwegziehen. NESTLER erkannte zuerst das richtige Verhalten, indem er bei Individuen von 9—20 cm Länge den oberen Längsstab nur hinter dem ersten Querstabe unterbrochen fand; »doch deutet sein Dünnerwerden nach jedem der folgenden

---

[1] l. c. Sep.-Abdr. p. 9.

[2] Über den inneren Bau der Lamprete (Petromyzon marinus). HEUSINGER's Zeitschr. f. organ. Physik. 1827. Bd. I. p. 172.

Bogen darauf hin, dass die SCHNEIDER'sche Darstellung jedenfalls für noch jüngere Thiere Gültigkeit hat«.

Ich finde das von mir übereinstimmend mit NESTLER dargestellte Verhalten bereits bei Larven von 3 cm Länge ausgebildet; jüngere Exemplare (bis 2 cm) hat SCHNEIDER zwar untersucht, doch stammt der Taf. X, Fig. 3 abgebildete Kiemenkorb jedenfalls von einem älteren Ammocoetes, so dass seine Darstellung offenbar auf einem Präparationsfehler beruht, der bei der Anwendung von kochendem Eisessig als Macerationsmittel leicht unterlaufen konnte. BUJOR endlich lässt den dorsalen Streifen unmittelbar unter der Chorda bei Ammocoetes wieder ganz fehlen, was wohl nur durch ein höchst mangelhaftes Studium seiner Präparate erklärt werden kann.

Diese subchordalen Knorpelstreifen besitzen übrigens eine ziemlich komplicirte Form. Als abgerundete oder vielmehr dreikantige Stäbe mit abgerundeten Kanten erscheinen sie nur in der Mitte zwischen zwei Querstäben (Fig. 28 *SLS*), wo sie auch immer etwas höher an der Seitenfläche der Chorda emporgerückt erscheinen. Gegen die Ansätze der Querstäbe zu verbreitern sie sich zu dünnen, keilförmigen Platten, welche sich mit leichter Konkavität unter die ventrale Fläche der Chorda gegen die Mittellinie vorschieben. Hier erscheinen die Keilschneiden oft bis zur Berührung einander genähert, so dass sie nur durch die dorsale Konvexität der Aorta aus einander gehalten werden (Fig. 27 *A*). Diese Annäherung kann in der That bis zur Verschmelzung beider Platten gehen, wie ich dies bei einem 14 cm langen Ammocoetes über dem zweiten Kiemensack gefunden habe (Fig. 6 *SLS*), so dass hier die Chorda auf einem Knorpelstreifen aufruht. In diesem Falle erscheinen also die beiden Hälften des Kiemenkorbes theilweise dorsal und ventral in der Mittellinie verbunden.

Von diesen subchordalen Längsstäben entspringen mit dreieckigen Verbreiterungen die dorsalen Hälften der Querstäbe, welche in Bezug auf die äußere Kiemenrinne als Mittellinie symmetrische, aber entgegengesetzte Krümmungen zeigen, wie die ventralen Hälften (Fig. 4).

Zwischen ihrem Ursprung und der kopfwärts gerichteten Hauptkrümmung zeigen sie eine schwanzwärts gerichtete Verdickung und biegen, an dem dorsalen Rand der äußeren Kiemenrinne angelangt, in die epitremalen Längsstäbe um (Fig. 4 *ELS*), welche als feine Knorpelgerten spitz auslaufen, ohne den nächst vorderen Querstab zu erreichen.

Dieses Verhalten der epitremalen Längsstäbe ist von allen Autoren richtig dargestellt worden, nur PARKER lässt dieselben sich mit jedem vorderen Querstabe verbinden, so dass ein einheitlicher epitremaler Längsstab entsteht.

So weit wir das Kiemenskelett bisher geschildert haben, lässt es deutlich zwei Symmetrieebenen erkennen, wenn auch die Symmetrie in Bezug auf die Frontanebene nicht so vollkommen ist, wie die zur Medianebene.

Mit Ausnahme des ersten und letzten Querstabes, die wir ohne Weiteres von der ventralen Fläche bis unter die Chorda verfolgen konnten, scheinen die Querstäbe der ventralen und dorsalen Körperhälfte mit ihrem direkten Übergang in die hypo- und epitremalen Bogenstücke wie selbständige, von einander unabhängige Gebilde so dass die ursprüngliche Darstellung RATHKE's, der allein die Krümmungsverhältnisse der Querstäbe richtig dargestellt hat und dieselben in obere und untere theilte, ganz gerechtfertigt erscheinen könnte. Dennoch müssen wir die Querstäbe von der Bauchlinie bis unter die Chorda als einheitliche und selbständige Knorpelstreifen erkennen, während die Längsstäbe sekundäre, von den Querstäben ausgehende Bildungen sind. Zu dieser Annahme zwingt uns vor Allem die Entstehungsgeschichte des Kiemenskelettes.

Entfernen wir vorsichtig die Muskelfasern aus der äußeren Kiemenrinne, was wegen der tiefen Lage das schwierigste Stück der Präparation ist, so finden wir weit gegen die Medianebene vorspringende, die caudal- und lateralwärts gerichteten äußeren Kiemensackausführungsgänge umfassende Knorpelbogen (Fig. 4 bei *1, 4, 5, 6*), welche die Verbindung zwischen der dorsalen und ventralen Hälfte der Querstäbe darstellen. Betrachtet man an einem Transversalschnitt, an dem die Ansatzstellen dieses U-förmig gebogenen Verbindungsstückes getroffen sind[1], die Textur des Knorpels, so lässt die Anordnung der Grundsubstanzbalken, welche eine gewisse tektonische Gesetzmäßigkeit zeigt, an diesen Übergangsstellen in die dorsale und ventrale Hälfte nicht die geringste Veränderung erkennen.

DOHRN[2] hat aber auch gezeigt, dass die Querstäbe zuerst in der Mitte angelegt werden und von da aus ventral- und dorsal-

[1] Vgl. PARKER, Taf. XXV, Fig. 5.

[2] Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. V. Zur Entstehung und Differenzirung der Visceralbogen bei Petromyzon Planeri. Mittheil. aus der Zoolog. Station zu Neapel. Bd. V. 1884. p. 152.

wärts wachsen, um erst später zu ventralen und dorsalen Längsstäben zu verschmelzen[1].

Betrachtet man nun das geschilderte Kiemenkorbgerüst als Ganzes, so muss man, besonders bei der oberflächlichen Lage desselben, und wenn man sich die mechanische Leistungsfähigkeit desselben bei den rhythmischen Athembewegungen vorstellt, in diesem Gerüste eine ausgezeichnete Schutzvorrichtung für die Athmungsorgane erblicken, welche hauptsächlich dem Druck von außen, den einerseits die Konstriktionsmuskeln, andererseits das umgebende Medium (Schlick [Sand] und Wasser) ausüben, entgegenwirkt. Wären die beiden lateralen Hälften dieses Gerüstwerkes in der medianen Bauchlinie getrennt, so könnten sie einem stärkeren Drucke nicht Widerstand leisten; daher ist die nachgewiesene Verbindung geradezu eine mechanische Nothwendigkeit, die auch durch die innige Verbindung der dorsalen Enden der Längsstäbe mit dem elastischen Chordarohr erfüllt wird, manchmal aber noch durch eine theilweise subchordale

[1] v. Kupffer bestätigt in seinem auf der IX. Anatomenversammlung zu Basel gehaltenen Vortrage die Angabe Dohrn's, dass der mittlere Theil der Knorpelquerstäbe zuerst auftrete, giebt aber von der Entstehung der hypochordalen Längsstäbe eine eigene Darstellung; nach derselben sollen die letzteren nicht durch sekundäre Verwachsung der hammerförmig sich verbreiternden dorsalen Enden der Querstäbe entstehen, worauf das Dünnerwerden des hypochordalen Längsstabes zwischen je zwei Querstäben offenbar hindeutet. v. Kupffer beschreibt vielmehr das Auftreten selbständiger parachordaler, knorpeliger Längsleisten, »die bei ihrem Erscheinen deutlich von dem Kiemenknorpel abgegrenzt sind, dann aber damit verwachsen. Diese Parachordalia wachsen hierauf in die Länge aus und verbinden sich unter einander jederseits zu dem dorsalen Längsstabe des Gitters und vorn mit den eben so im perichordalen Bindegewebe auftretenden Parachordalknorpeln, welche die Verbindung der Trabeculae cranii mit der Chorda vermitteln« (Verhandlungen der anat. Gesellsch. IX. Vers. zu Basel. 1895. p. 117 ff.). Ich verfüge gegenwärtig nicht über so junge Entwicklungsstadien von Ammocoetes, um diese Behauptung v. Kupffer's prüfen zu können, halte dieselbe jedoch nach den oben geschilderten Verhältnissen am fertigen Kiemenkorb für sehr zweifelhaft. Allerdings muss ich erwähnen, dass ich an dem in Fig. 27 abgebildeten Querschnitte durch die Anlagerungsstelle der Querstäbe an die Chorda an dem linken (in der Zeichnung nur in Kontouren wiedergegebenen) Querstab (*Q + SLS*) ein Knorpelstückchen wie eine Art Aufsatz mit dem dorsalen Rande des Querstabes verbunden fand. Diese Verbindung war durch einen dickeren Streifen von Grundsubstanz (*n*) als sekundär entstanden erkenntlich und entsprach das Knorpelstückchen seiner Lage nach dem subchordalen Längsstab (Fig. 28 *SLS*, Parachordale v. Kupffer), so dass dieses Verhalten im Sinne v. Kupffer's gedeutet werden könnte. An anderen Stellen vermisste ich es jedoch wieder.

Verwachsung der Knorpelstäbe einen erhöhten Ausdruck erhält, so dass dann der Kiemensack förmlich von einem elastischen Knorpelringe umschlossen wird.

Wir haben also hier wieder das ausgezeichnete Beispiel einer durch funktionelle Anpassung höchst zweckmäßig entwickelten Einrichtung, die nur durch die eigenthümliche Lage der Athemorgane bedingt sein kann und sich weit von den Einrichtungen bei den anderen im Wasser athmenden Thieren entfernt.

Daher zeigen auch die Versuche diese, den Cyclostomen eigenthümliche Organisation den Schutzvorrichtungen der Athemorgane anderer Thiere zu homologisiren große Schwierigkeiten.

2. Der feinere Bau des Knorpelgewebes von Ammocoetes.

Über das Knorpelgewebe von Ammocoetes, wie der Cyclostomen überhaupt, liegen nur wenige, gelegentliche Beobachtungen vor. Dieselben sollen im Laufe meiner eigenen Mittheilungen berücksichtigt werden. Vorausschicken will ich jedoch, dass auch die Schilderung der wenigen Autoren, die sich mit dem Gegenstande beschäftigt haben, nicht übereinstimmt, vielmehr zwei einander entgegengesetzte Ansichten vertreten erscheinen.

Nach M. SCHULTZE bestehen die Schädelknorpel von Ammocoetes aus vieleckigen, ohne Intercellularsubstanz an einander gefügten, sehr scharf kontourirten Zellen mit kleinen Kernen. »Der Knorpel gleicht in dieser Bildung dem der erwachsenen Petromyzonten, welcher ebenfalls der Intercellularsubstanz ermangelt und aus eckigen, dickwandigen Zellen besteht[1].« Dieselbe Anschauung vertritt auch KÖLLIKER[2], indem er das Knorpelgewebe von Petromyzon (und die gelben Knorpel von Myxine) als Beispiel für einen Knorpel anführt, in dem die Zwischensubstanz einzig und allein von den Knorpelkapseln aufgebaut wird.

Dem gegenüber betont LANGERHANS[3] bei der Erörterung über den Unterschied von Chorda- und Knorpelgewebe, dass im fertigen Knorpel überall zwischen den Zellen und eventuell ihren Hüllen eine differente Gewebslage existirt, von welcher in der Chorda des Neunauges auch keine Andeutung vorhanden ist. Er hebt auch hervor, dass diese Zwischensubstanz des Knorpels ähnlich den Zell-

[1] Die Entwicklungsgeschichte von Petromyzon Planeri. Haarlemer Preisschrift. 1856. p. 28.

[2] Handbuch der Gewebelehre. 6. Aufl. 1889. p. 113.

[3] Untersuchungen über Petromyzon Planeri. l. c. p. 36 ff.

membranen durch die Thätigkeit der Zellen entsteht, aber eben als eine von den Membranen oder Kapseln verschiedene Substanz.

Rawitz[1] beschreibt die Zellen im Kopfknorpel des Neunauges alle von einer Kapsel umgeben, deren scharfer Kontour sich klar gegen die wenig färbbare Grundsubstanz absetzt. Diese Intercellularsubstanz ist in der Mitte des Knorpels nur gering entwickelt, während sie gegen die Oberfläche zu mächtiger wird.

Renaut[2] nimmt in der Schilderung des feineren Aufbaues des Cyclostomenknorpels gleichsam eine vermittelnde Stellung ein, indem er in der Mitte des Knorpels der Lamprete nicht die Spur von Grundsubstanz findet und der Anschauung Kölliker's folgend diesen Knorpel als einen eigenen Typus »a stroma capsulaire« bezeichnet. Andererseits bildet er eine interkapsuläre Substanz ab (Fig. 125) und beschreibt er dieselbe als eine Hüllmasse in den Zwickeln, wo mehrere Kapseln an einander stoßen.

Ist es nun schon der Mühe werth, den Widerspruch, der in diesen Ansichten liegt zu lösen, so bietet das Knorpelgewebe der Cyclostomen auch in anderer Beziehung so eigenthümliche Verhältnisse dar, dass eine genauere Untersuchung für die Kenntnis des Knorpelgewebes im Allgemeinen von Interesse erscheint.

Wir haben bei Ammocoetes im Wesentlichen zwei Arten von Knorpelgewebe zu unterscheiden: das hyaline Gewebe des knorpeligen Skelettes und den sog. Schleimknorpel.

A. Der hyaline Skelettknorpel.

Das Gewebe des knorpeligen Skelettes lässt wieder zwei Modifikationen erkennen, welche nicht nur bezüglich ihres makroskopischen Ansehens, sondern auch nach ihrem feineren Bau und ihrer chemischen Zusammensetzung scharf aus einander gehalten werden müssen. Wir haben es hier mit entwicklungsgeschichtlich vollkommen gleichwerthigen, aber durch verschiedene funktionelle Inanspruchnahme nach verschiedenen Richtungen hin ausgebildeten Gewebetypen zu thun.

Bei der Präparation des Kiemenkorbes an Schädeln von Ammocoetes, die in Müller'scher Flüssigkeit gehärtet worden waren, fiel mir auf, dass die Knorpel des Kiemenkorbes ein milchartig durchscheinendes, also hyalines Ansehen darbieten, während die knorpe-

[1] Grundriss der Histologie. Berlin 1894. p. 60 ff.

[2] Traité d'Histologie pratique. Tom. I. Paris. (Vorrede 1888. p. 366 ff.

ligen Gehörkapseln undurchscheinend und deutlich gelblich gefärbt sind. Diesem Unterschiede in der Farbe gesellt sich ein solcher in der Konsistenz hinzu, indem die Kiemenknorpel weich, biegsam und elastisch erscheinen, die Ohrkapseln hingegen einen starren, knochenähnlichen Eindruck machen. Wie die Ohrkapseln verhalten sich im Allgemeinen auch die Schädelbalken.

Diese Verhältnisse waren schon J. MÜLLER[1] bekannt und betont er bereits die gelbe Farbe und große Festigkeit der Schädelknorpel; wegen der letzteren Eigenschaft bezeichnet er die Schädelbalken geradezu als Knochenleisten. Auch LANGERHANS[2] hebt als besonderes Merkmal des von ihm entdeckten seitlichen Fortsatzes der Trabekel dessen gelbliche Färbung hervor. An den frischen Knorpeln, sowohl junger als älterer Querder jedoch ist dieser Farbenunterschied nicht wahrzunehmen; Kiemenknorpel, wie Schädelknorpel und Gehörkapseln erscheinen weiß, jedoch mit dem Unterschiede, dass erstere so hyalin, durchsichtig sind, dass man sie oft schwer wahrnimmt, während letztere schon im frischen Zustande opak, milchweiß, aussehen.

Wirft man jedoch die Thiere in toto in Alkohol, dann findet man die Schädelknorpel gelb- bis blutroth gefärbt, während die Kiemenknorpel ihr hyalines Aussehen beibehalten.

Diese blutrothe Färbung konnte ich auch an den Schädelknorpeln von Alkoholexemplaren des Petromyzon, sowohl Planeri als marinus, regelmäßig sehen, wobei ich jedoch an Querschnitten durch diese Knorpel auch leicht feststellen konnte, dass es sich um eine oberflächliche Imbibition mit Blutfarbstoff handelte, welche erst postmortal in der Konservirungsflüssigkeit eingetreten war. Durch langdauernde Maceration können diese roth oder gelb gefärbten Knorpel entfärbt werden.

Wenn nun auch nach dem Gesagten die Unterscheidung der Cyclostomenknorpel (wahrscheinlich auch der von Myxine) in gelbe und graue, wie sie seit J. MÜLLER gebräuchlich ist, nur mit dem Vorbehalte, dass es sich dabei um die mit Reagentien behandelten Knorpel handelt, zulässig ist, so deuten jedenfalls diese verschiedenen Färbungen der mit Reagentien behandelten Schädel- und Kiemenknorpel auf verschiedene physikalische oder chemische Eigenschaften derselben.

---

[1] Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Abhandlungen d. kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1834. p. 181. [2] l. c. p. 43.

Die Festigkeit und Starrheit der Schädelknorpel einerseits, sowie die Biegsamkeit und Elasticität der Kiemenknorpel andererseits finden ihren Ausdruck aber auch in auffallenden Unterschieden im histologischen Aufbau beider Gewebe.

Die verschiedene chemische Natur konnte ich nur durch das verschiedene Verhalten gegen Farbstoffe nachweisen, dem aber gerade beim Knorpel seit den Untersuchungen MÖRNER's[1] von manchen Seiten der Werth einer mikrochemischen Reaktion zuerkannt wird.

In beiden Knorpelarten, Schädel- wie Kiemenknorpel, tritt die Grund- oder Intercellularsubstanz[2] weit zurück hinter die Zellen.

a. Die Schädelknorpel.

Im Schädelknorpel — und zwar schildere ich zunächst das Verhalten der Gehörkapsel — erscheint die Intercellularsubstanz an Durchschnitten als ein ziemlich regelmäßiges, starres Balkengerüst mit polygonalen Maschenräumen, welche eine oder zwei Zellen von großem Protoplasmareichthum umschließen (Fig. 7).

Die Balken sind meist gerade oder in flachen Krümmungen verlaufend und besitzen eine durchschnittliche Dicke von 3—5 μ. Selten trifft man zwei Zellen in einem Maschenraume gelegen, meistens sieht man sie bereits durch eine äußerst dünne Scheidewand getrennt, welche mit dem starren Balkenwerk zusammenhängt und nicht selten verkrümmt erscheint, was auf eine noch weiche Konsistenz derselben schließen lässt. Zwischen dieser dünnen Scheidewand (Fig. 7 *a*, *b*) und den ausgebildeten, starren Grundsubstanzbalken kann man alle Zwischenstadien (Fig. 7 *c*, *d*) beobachten, so dass die Vermuthung nicht ungerechtfertigt erscheint, dass die dünne Lamelle durch weiteres Wachsthum zu einem dicken Grundsubstanzbalken wird, worauf ich im Folgenden noch zurückkommen werde.

Die Balken besitzen im frischen Zustande ein starkes Lichtbrechungsvermögen, ähnlich den ausgeprägtesten Knorpelkapseln im fertigen Säugethierknorpel und erscheinen vollkommen homogen. An Schnitten, die in gewöhnlicher Weise mit Hämalaun-Eosin gefärbt wurden, lassen sie, mit starken Vergrößerungen untersucht, vielfach zarte, rosa gefärbte Trennungslinien erkennen, welche koncentrisch

---

[1] Histochemische Beobachtungen über die hyaline Grundsubstanz des Trachealknorpels. Zeitschr. f. phys. Chemie. Bd. XII. 1888. Vgl. auch Skandinav. Arch. f. Physiol. B. I. 1889.

[2] Als solche bezeichne ich die gesammte Masse zwischen den nackten, protoplasmatischen Knorpelzellen (KÖLLIKER's Protoblasten).

mit dem Zellkontour um den ganzen Maschenraum verlaufen, der eine Zelle umschließt (Fig. 7 *i*, Fig. 12).

In den dünneren Zellscheidewänden werden sie vermisst und umgrenzen sie in diesen Fällen eine Gruppe von zwei (auch mehr) Zellen, die noch deutlich als Theilungsprodukte einer ursprünglichen Mutterzelle erkannt werden (Fig. 7 bei *a*, *b*, *c*, *d*).

Durch diese Trennungslinien wird der unmittelbar die Zelle umschließende Theil der Intercellularsubstanz, den ich vorläufig einfach als Kapselsubstanz bezeichnen will, von der Kapselsubstanz der Nachbarzellen abgegrenzt. Wo mehrere solcher Trennungslinien an einander stoßen, also in den Knotenpunkten der Grundsubstanzbalken, entstehen drei- oder vierstrahlige Einziehungen, die von einer Art Kittsubstanz erfüllt werden, welche dasselbe Verhalten zeigt, wie die zarten Trennungslinien.

Wir finden demnach die Zellen mit ihrer umgebenden Kapselsubstanz eingebettet in eine Kittmasse, welche als zusammenhängendes, außerordentlich dünnwandiges Wabenwerk die ganze Grundsubstanz durchzieht.

Diese Kittsubstanz ist schwächer lichtbrechend als die Kapselsubstanz, nimmt gewisse Farbstoffe (Eosin, Methylviolett) auf, wodurch sie schärfer von der Kapselsubstanz geschieden werden kann und wird durch Maceration in kaltem Wasser gelockert, so dass man beim Zerzupfen solcher Präparate häufig eine Loslösung der Zellen mit ihrer umgebenden Kapselsubstanz in den Kittflächen beobachten kann (Fig. 8 bei *R*), wobei gelegentlich auch ganze Zellen mit ihrer Kapselsubstanz sich aus dem Verbande mit den Nachbarzellen loslösen und herausfallen können (Fig. 9 bei *a*).

Die Kapselsubstanz erscheint am frischen Objekt als homogene, einheitliche Masse. Durch verschiedene Färbeverfahren lässt sie sich jedoch in zwei Schichten zerlegen: eine eigentliche Kapsel, welche die Zelle unmittelbar umgiebt und eine nach außen von derselben gelegene Zone, welche an das Wabenwerk stößt. Färbt man einen Freihandschnitt des in Alkohol erhärteten Knorpels einige Minuten in 1%iger wässeriger Eosinlösung, extrahirt man dann mit Alkohol, so erscheint nach Aufhellung mit Nelkenöl an den dünnsten Schnittstellen die der Zelle zugewendete Zone der Kapselsubstanz intensiv roth, die Außenzone farblos (Fig. 10, 13, 20).

In ähnlicher Weise gelingt die Trennung mit der Färbung in Methylviolett nach MÖRNER, mittels Eisenhämatoxylin nach HEIDEN-

HAIN etc., wobei stets die eigentliche Kapsel gefärbt, die Außenzone farblos erscheint.

Was also am frischen Knorpel als dicke Kapsel der Zelle erscheint, muss bereits als ein Analogon eines Zellterritoriums aufgefasst werden, welches die von einer Zelle erzeugte Grundsubstanz mehr der eigentlichen Kapsel umfasst, welche Auffassung durch das Vorkommen abgegrenzter, aus einer Zelle hervorgegangener Zellgruppen, also wirklicher Zellterritorien (groupes isogéniques von RENAUT) eine weitere Berechtigung erfährt. Diese ein- und mehrzelligen Territorien werden durch eine chemische und physikalisch verschiedene Kittmasse gleichmäßig verbunden.

Das regelmäßige und lebhaft an ein Pflanzenparenchym erinnernde Aussehen bietet der dünne Ohrkapselknorpel nur in seinen mittleren Partien und ist die Fig. 7 nach einem Flächenschnitte durch denselben gezeichnet. An Quer- oder Längsschnitten, welche die ganze Dicke des Knorpels treffen, findet man unter dem spärlichen Perichondrium, wie bei allen Knorpeln, bedeutend kleinere Zellen und eine reichlichere Intercellularsubstanz (Fig. 13).

Diese kleinzellige, grundsubstanzreichere Zone überzieht jedoch nicht, wie bei den übrigen Schädelknorpeln (Parachordalia und Trabekel) gleichmäßig die Oberflächen, sondern füllt zwickelförmige Zwischenräume aus, welche an der Oberfläche dadurch entstehen, dass die einzelnen Zellterritorien hier halbkugelförmig vorspringen (Fig. 13 *ZT*).

Die Ausfüllungsmasse dieser Zwickel wird theilweise direkt vom Perichondrium geliefert und umschließt die flachen, kleinen Zellen des letzteren (Fig. 13 *z'*). Sie färbt sich im Gegensatze zu den begrenzenden Zellterritorien mit Eosin roth, und überzieht als dünnste, zellenlose Randzone (Fig. 13 *o*) auch die Konvexitäten der Zellterritorien. So erscheinen die Zellen der innersten Lage des Perichondriums, noch ehe sie zu typischen Knorpelzellen heranwachsen, also bereits im Stadium der Chondroblasten eingelagert in eine gemeinsame, durch ihre Färbbarkeit ausgezeichnete Kitt- oder Grundsubstanz.

Bald wachsen diese Chondroblasten zu großen Knorpelzellen heran, erzeugen um sich eine von der Kittsubstanz verschiedene Grundsubstanz und verdrängen durch ihre bedeutende Größenzunahme die primäre, färbbare Grundsubstanz zu jenen dünnen Scheidewänden und Grundsubstanzzwickeln, die wir am fertigen Knorpel

beschrieben haben. Gleichzeitig findet jedoch eine Theilung der Knorpelzellen vorwiegend in Ebenen, die radiär zur Oberfläche stehen, statt, wodurch der Umfang der Ohrkapsel zunehmen muss. Bei der geringen Apposition müsste dieser Wachsthumsmodus zu einer relativen Verdünnung der knorpeligen Ohrkapseln führen, wenn nicht auch eine Theilung der Knorpelzellen parallel zur Oberfläche stattfände, wie dies in der That der Fall ist. Vergleichende Messungen ergeben auch eine allmähliche Dickenzunahme der Gehörkapseln; so maßen sie an den dünnsten, analogen Stellen bei Exemplaren von 3 cm 25 μ, 9 cm Länge 36 μ und 14,5 cm Länge 48 μ.

Das Wachsthum des Ohrkapselknorpels ist demnach bei Ammocoetes ein vorwiegend expansives, durch Intussusception, bis das häutige Gehörorgan seine definitive Größe erreicht hat. Die Verdickung, die der Knorpel noch weiterhin erfährt, kommt durch ein vorwiegend appositionelles Wachsthum zu Stande, wie an den übrigen Schädelknorpeln und findet dasselbe in der Bildung einer hauptsächlich an der Außenfläche der Gehörkapsel entwickelten, gleichmäßigen Oberflächenzone von kleinzelligem und an Grundsubstanz reichem Gewebe seinen Ausdruck. Dieses Bild tritt uns im Ohrkapselknorpel von Petromyzon entgegen.

Was den Vorgang bei der Theilung einer Knorpelzelle anlangt, so geht derselbe in der Weise vor sich, dass die Theilungshälften der Zelle (Fig. 10 *a*, *z*) innerhalb der färbbaren Kapsel *k* eine mit dieser zusammenhängende, gemeinsame Scheidewand (Fig. 10 *b*, *s*) erzeugen, die durch Intussusception an Dicke zunimmt und in gleichem Maße in ihren inneren Partien eine Umwandlung in nicht färbbare Substanz erfährt (Fig. 10 *c*, *s'*). So entstehen wirklich Zellterritorien, welche durch die verdrängte ursprüngliche Kittsubstanz (*p*) getrennt werden, während letztere in den neuen Grundsubstanzbalken zwischen den durch Theilung einer Zelle hervorgegangenen Tochterzellen fehlt (Fig. 7 *a*, *b*, *c*, *d*, Fig. 10 *c*, *s'*).

Im Gegensatz zum Knorpel der Gehörkapsel besitzen die Schädelbalken eine ebene Oberfläche und treten uns daher hier die Wachsthumsvorgänge auf längere Strecken hin reiner entgegen. Auch hier wird die Dickenzunahme des Knorpels theils durch Apposition von der Oberfläche her, theils durch Bildung neuer Grundsubstanz zwischen den sich im Inneren des Knorpels theilenden Zellen besorgt, doch ist bei den Schädelbalken, welche nicht eine Umhüllung wachsender Weichtheile, sondern eine solide Stütze derselben darstellen, die Apposition viel ausgesprochener, als beim Knorpel der

Ohrkapsel, wesshalb sich die feineren Vorgänge des Oberflächenwachsthums hier genauer und leichter verfolgen lassen.

An vielen Stellen grenzt sich die an Grundsubstanz reichere Oberfläche des Knorpels mit scharfem, glattem Rand gegen das perichondrale Gewebe ab.

Dieses besteht aus unansehnlichen, platt gedrückten Zellen, die ganz verstreut an der Oberfläche des stark mit Eosin färbbaren Knorpels in einer Grundsubstanz liegen, die nahezu keine Färbung angenommen hat und manchmal wenige Züge dünner Bindegewebsfäserchen erkennen lässt. Solche Stellen befinden sich in Ruhe, es sind aplastische Flächen. An anderen Stellen kann man unzweifelhafte Wachsthumserscheinungen wahrnehmen, welche anscheinend unter zwei verschiedenen Bildern auftreten. Einmal findet man, und dies z. B. regelmäßig an der rostralen Peripherie der im Bogen vereinigten Schädelbalken (Fig. 11) im unmittelbaren Anschlusse an die oberflächlichste Schicht des Knorpels, die wieder durch intensive Rothfärbung mit Eosin ausgezeichnet ist, ein Gewebe, welches aus etwas vergrößerten Zellen des Perichondriums besteht, deren Leiber nahezu ungefärbt erscheinen, während zwischen ihnen ein zierliches Netzwerk einer ganz schwach rosa gefärbten Substanz sichtbar ist, das sich ganz allmählich in die ungefärbte Grundsubstanz des Perichondriums verliert und den Eindruck eines zusammenhängenden, äußerst dünnwandigen Alveolenwerkes macht, das mit der Grundsubstanz des fertigen Knorpels zusammenhängt, und in dessen Lücken die etwas vergrößerten Zellen des Perichondriums eingelagert erscheinen. Von Kapselbildung ist noch keine Spur zu sehen.

Fasst man das Wachsthum der Schädelbalken als Ganzes ins Auge, so muss man in den beschriebenen Veränderungen die ersten Spuren der Knorpelapposition, und zwar einer vorwiegend cellulären Apposition, erkennen. Dieselbe wiederholt theilweise die ersten Vorgänge beim Auftreten des Knorpelgewebes überhaupt und besteht im Wesentlichen aus einer Größenzunahme der Zellen unter gleichzeitiger Differenzirung eines die Zellen trennenden Alveolenwerkes. Dieses muss in letzter Linie auf eine Oberflächendifferenzirung der Zellen selbst zurückgeführt werden, da es ganz gleichmäßig jede Zelle umschließt. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, ja sogar sehr wahrscheinlich, dass bei der Bildung dieses zarten Alveolenwerkes zwischen den Zellen auch feinste Faserzüge des spärlichen Perichondriums in dasselbe mit aufgenommen werden.

An anderen Stellen, z. B. an den medialen Flächen der Schädel-

balken, sehen wir eine solche Apposition unter zweifelloser und ausgedehnter Betheiligung der faserigen Elemente des Perichondriums vor sich gehen (Fig. 12).

Eine Reihe platter, wenig vergrößerter Zellen des Perichondriums (*KZ*) erscheint durch eine dünne Spange des letzteren, welche mit der Grundsubstanz des fertigen Knorpels zusammenhängt und bereits das färberische Verhalten derselben zeigt (P'), abgetrennt vom Perichondrium, beziehungsweise zum Knorpel einbezogen. Die Zellen liegen in einem Spaltraume an der Oberfläche des Knorpels, ohne zunächst noch durch Grundsubstanzbälkchen von einander getrennt zu sein. Diese zarte Grundsubstanzspange entspricht in ihrem Verlaufe vollkommen dem Zuge der Fasern des Perichondriums und ist nichts Anderes als eine direkte Verknorpelung eines solchen Faserzuges, welche bestimmt ist in das zelltrennende Alveolenwerk aufgenommen zu werden, welches alsbald durch die Thätigkeit der Knorpelzellreihe vervollständigt wird, indem die Zellen Querscheidewände zwischen sich produciren, die einerseits mit der alten Knorpeloberfläche, andererseits mit der perichondralen Knorpelspange einheitlich zusammenhängen.

In diesen beiden Fällen der Knorpelapposition, — die sich entfernt mit den Vorgängen bei der Knochenapposition vergleichen lassen, wobei man auch einmal eine rein celluläre durch die Thätigkeit der Osteoblasten und eine solche mit gleichzeitiger Aufnahme faseriger Elemente des Periosts in die Grundsubstanz beobachten kann — wird also zunächst eine prochondrale Grundsubstanz in Form eines zelltrennenden Alveolenwerkes gebildet, innerhalb welches die weitere Thätigkeit der Zellen sich abspielt.

Diese besteht, unter gleichzeitiger Größenzunahme der Zellen, in einer weiteren Bildung von Grundsubstanz an der Oberfläche jeder Zelle, welche jedoch als sekundär abgelagerte Schicht von dem älteren, zelltrennenden Balkenwerk unterschieden werden kann. Letzteres wird nun durch den Wachsthumsdruck bei der Größenzunahme der Zellen, welche eine ziemlich beträchtliche ist, so eingeengt, dass es schließlich nur mehr als eine dünnste Lage von Kittsubstanz zwischen den Kapselsubstanzen sichtbar ist und an Schnitten jene oben beschriebenen Trennungslinien darstellt.

Ist auf solche Weise eine Knorpelzelle in die Tiefe gerückt, so ist ihre Thätigkeit nicht erschöpft. Obgleich sie von ihrer Kapselsubstanz rings umschlossen ist, kann sie sich innerhalb derselben noch theilen, und zwar wiederholt theilen, so dass aus der einen

Knorpelzelle eine Knorpelzellgruppe hervorgeht. Zwischen je zwei Tochterzellen wird eine neue Scheidewand in kontinuirlichem Zusammenhange mit der Kapselsubstanz erzeugt, welche Scheidewände durch Intussusception an Dicke zunehmen, ohne jedoch die Dicke der ursprünglichen Grundsubstanzbalken zu erreichen. Die primäre Kittsubstanzalveole wird dadurch beträchtlich gedehnt und erweitert, und so finden wir dann an Durchschnitten der Schädelbalken in der Mitte des Knorpels Zellterritorien, welche von einander durch dickere Wände getrennt werden. In diesen dicken Wänden verlaufen noch, jedes Zellterritorium umschließend, die zarten Kittsubstanzblätter, während solche in den viel dünneren Scheidewänden zwischen den Zellen des Territoriums fehlen. Diesem Entwicklungsgange entsprechend muss die Zahl der von einer Kittsubstanzalveole umschlossenen Zellen von der Oberfläche zur Mitte des Knorpels zunehmen.

So entsteht an Querschnitten ein Bild, welches bereits sehr an die Verhältnisse der Hyalinknorpel höherer Thiere erinnert (vgl. Fig. 29 *LK*). Der Unterschied ist im Wesentlichen nur ein quantitativer, indem einerseits die primäre Kittsubstanz, das prochondrale Alveolenwerk nicht nur keine weiteren, selbständigen Wachsthumserscheinungen zeigt, sondern sogar eine gewisse Rückbildung erfährt, und andererseits auch die Thätigkeit der Knorpelzellen sehr bald ihr Ende erreicht, indem scheinbar die ganze von ihm erzeugte Grundsubstanz zur Kapsel wird.

Während dieser ganze Bildungsvorgang bei den Schädelknorpeln von Ammocoetes noch im Aussehen des fertigen Knorpels erkannt werden kann, indem die Zusammensetzung der Intercellularsubstanz aus Kapseln und einem dieselben trennenden (oder verbindenden(dünnwandigen Fachwerke mehr oder weniger deutlich hervortritt, ist dies bei den Kiemenknorpeln, sowie beim Knorpel der Nasenkapsel von Ammocoetes nicht möglich.

b. Die Kiemenknorpel.

Das Aussehen des fertigen Kiemenknorpels ist ein wesentlich anderes als das der Schädelknorpel: Die Grundsubstanzbalken sind viel dünner als in den Schädelknorpeln und erreicht ihr größter Durchmesser, bei derselben Larve gemessen, von welchen die früheren Maßangaben gemacht wurden, selten 2 μ, wesshalb sie auch vielfach verbogen und gekrümmt erscheinen. An etwas dickeren Schnitten erkennt man hier deutlich, dass es sich um dünne, zelltrennende

Membranen handelt, die man oft angeschnitten oder von der Fläche zu sehen bekommt, und deren Krümmungen dem ganzen Knorpel ein verknittertes Ansehen verleihen (Fig. 5, 14).

An dünnen Schnitten macht so der Kiemenknorpel im Vergleiche mit dem starren Balkenwerk der Kopfknorpel ganz den Eindruck eines Netzwerkes von geschlängelten Fasern, in dessen Maschenräumen die großen, protoplasmareichen Zellleiber liegen.

Dieser Unterschied beider Knorpelarten ist auch anderen Beobachtern aufgefallen; so hebt PARKER[1] hervor, dass der Knorpel des Kiemenkorbes bei Ammocoetes von besonders leichter und schwammiger Natur sei, während BUJOR, ohne die geringste Kritik, die ihm die Untersuchung des frischen Kiemenknorpels hätte an die Hand geben müssen, den Bau dieses Knorpels, den er für verschieden von dem der Trabekel erkennt, einfach nach dünnen Schnitten beschreibt[2]. So verfällt er in den Irrthum, die Durchschnitte des intercellulären Fachwerkes für ein Netz elastischer Fasern zu halten.

An diesen dünnen Grundsubstanzscheidewänden kann man in der That keine weitere Zusammensetzung erkennen, sie erscheinen am Durchschnitte wie einheitliche Balken ohne Trennungslinien.

Zerzupft man ein Stückchen des frischen oder in MÜLLER'scher Flüssigkeit gehärteten Knorpels sorgfältig, so zeigen die Rissränder stets das Aussehen eines dünnwandigen Wabenwerkes, dessen Wandungen nicht die geringste Andeutung einer Zusammensetzung aus verschmolzenen Kapselwänden zeigen. Es gelingt niemals Zellen mit Kapseln zu isoliren oder in den Knotenpunkten des Balkennetzes Zwickel einer von den Scheidewänden verschiedenen Substanz nachzuweisen, wie dies beim Schädelknorpel beschrieben wurde.

Die spärliche Intercellularsubstanz bildet demnach beim Kiemenknorpel in ihrer Gesammtheit ein einfaches, zelltrennendes Wabenwerk, in dessen Alveolen die nackten Knorpelzellen gelegen erscheinen.

Dieses Wabenwerk ist homolog den Scheidewänden zwischen den Kapseln des Schädelknorpels, welches wir ebenfalls als zusammenhängendes Alveolensystem erkannt haben und wird auch beim Kiemen-

---

[1] l. c. p. 447.

[2] l. c. p. 27. »Er wird von Knorpelzellen mit einem oder zwei großen Kernen, sehr hellem Protoplasma und ohne scharfen Kontour gebildet, zwischen denen in allen Richtungen anastomosirende, sehr durchsichtige elastische Fasern verlaufen, welche ein Netzwerk bilden. Man kann demnach diesen Knorpel dem elastischen an die Seite stellen.«

knorpel in derselben Weise gebildet, wie das letztere beim Schädelknorpel.

Betrachten wir die subperichondralen Oberflächen des Kiemenknorpels an Durchschnitten genauer, so finden wir hier den Knorpel meist durch einen dickeren Saum von Grundsubstanz, der durch seine intensive Blaufärbung mit Hämalaun deutlich hervortritt, gegen das roth gefärbte Perichondrium abgegrenzt (vgl. Fig. 5, 30, 31). Diese reichlichere Grundsubstanzmenge überzieht vielfach gleichmäßig die oberflächlichsten Zellen und macht so ganz den Eindruck einer von sämmtlichen Zelloberflächen einheitlich abgelagerten Masse. An den konkaven Flächen der Knorpelstäbe springt diese oberflächliche Grundsubstanzlage an Durchschnitten festonartig vor, entsprechend den Konvexitäten der oberflächlichsten Knorpelzellen, eine Erscheinung, die auf den mechanischen Druck, dem die Grundsubstanz in der Tiefe der Biegungen ausgesetzt ist, zurückgeführt werden kann.

Aus demselben Grunde erklären sich auch jene stärkeren Grundsubstanzbalken, die von der konkaven Oberfläche radienartig in das Innere des Knorpels ausstrahlen, und durch welche die Knorpelzellen eine Anordnung in Säulen erleiden (Fig. 5). Besonders ausgeprägt finden wir dieses Strukturbild an den U-förmig gekrümmten Mittelstücken der Querstäbe, welche bei der Athmung rhythmische Biegungen erleiden und haben wir hier ein klares Beispiel vor uns, dass die mechanische Leistung eines Knorpels bestimmend ist für den morphologischen Bau desselben.

Kehren wir nun zur Besprechung der Wachsthumserscheinungen des Kiemenknorpels an seiner Oberfläche zurück, so sehen wir, dass dort, wo Apposition stattfindet (Fig. 14), einzelne Zellen des Perichondriums (Z) größer werden und in Zusammenhang mit der alten Grundsubstanz eine zarte Lage neuer an ihrer Oberfläche erzeugen, die, da es sich um einzelne Zellen handelt, an der freien Fläche derselben wie eine Membran erscheint; dieser Eindruck wird erhöht durch die intensive Färbbarkeit dieser neuen Grundsubstanzlage mit Hämalaun und den Umstand, dass zwischen zwei benachbarten Zellen oft noch ein kleinster trennender Zwickel des mit Eosin roth gefärbten Perichondriums eingeschoben erscheint. Dieser erleidet jedoch unter dem Einflusse der Zellen ebenfalls bald die chondrogene Metamorphose, nimmt dieselbe Färbbarkeit an, wie die von der Zelle erzeugte Grundsubstanz und bildet mit letzterer einen immer stärker werdenden Grundsubstanzbalken an der Oberfläche, der bei weiterer Apposition in die Tiefe rückt und durch die Größen-

zunahme der Zellen eben so eine Reduktion erleiden kann, wie wir dies beim Kopfknorpel gesehen haben. So finden wir auch die erste Grundsubstanz des Kiemenknorpels als eine Art Kittsubstanz zwischen den Zellen abgelagert werden, in welche ebenfalls faserige Elemente des Perichondriums einbezogen werden können.

Während jedoch beim Kopfknorpel innerhalb der Alveolen eine weitere Bildung einer von der primären Kittsubstanz verschiedenen Kapselsubstanz erfolgt, ist ein solcher Vorgang beim Kiemenknorpel nicht wahrnehmbar.

Die primären Kittsubstanzbalken können sich verdicken, durch intussusceptionelles Wachsthum oder Abscheidung neuer Grundsubstanz an der Oberfläche der Zellen; diese neugebildete Grundsubstanz nimmt aber nie den Charakter gesonderter Kapseln an, sondern verschmilzt sofort ohne Grenze mit der primären Kittsubstanz. Eben so entsteht durch Theilung von Zellen und Ausscheidung von Scheidewänden zwischen denselben innerhalb des Knorpels neue Grundsubstanz in organischem Zusammenhange mit der alten, und ist die Bildung von Zellterritorien nicht so ausgesprochen wie beim Schädelknorpel, da die neugebildeten Grundsubstanzlamellen ganz dieselbe Beschaffenheit annehmen wie die alten.

Demnach bildet die Grundsubstanz im Kiemenknorpel stets ein homogenes, einheitliches Alveolenwerk, das einfach als vermehrte primäre Kittsubstanz aufgefasst werden kann.

Dieser Unterschied zwischen Schädel- und Kiemenknorpel kann durch die Eisen-Hämatoxylinfärbung an Schnitten oft sehr deutlich hervortreten. Während die homogenen Grundsubstanzbalken des Kiemenknorpels auch gleichmäßig schwarz gefärbt erscheinen, färbt sich im Schädelknorpel nur die primäre Kittsubstanz, die innerhalb derselben entstandenen Zellterritorien entfärben sich vollkommen, so dass ein Bild entsteht, wie man es bei alleiniger Färbung des Balkennetzes von Mörner im Hyalinknorpel erhält.

Der Grund, warum in dem einen Falle die sekundäre Bildung von Kapselsubstanz — welche eine wesentliche Erhöhung der mechanischen Widerstandsfähigkeit und Verminderung der Biegsamkeit des Knorpels zur Folge haben muss — erfolgt, in dem anderen unterbleibt, dürfte sich ungesucht aus der verschiedenen mechanischen Leistung beider Knorpelarten ergeben, wofür noch weitere Beobachtungen sprechen.

Eben so auffallend nämlich als wie die angeführten

morphologischen Unterschiede zwischen den Kopf- und Kiemenknorpeln ist ihre Verschiedenheit in mikrochemischer Hinsicht, welche an Interesse noch gewinnt, wenn wir bedenken, dass sie zwei Knorpelsysteme betrifft, deren mechanische Leistung und funktionelle Bedeutung ebenfalls eine deutlich verschiedene ist.

Während die Stäbe des Kiemenkorbes bei der Athmung rhythmische Biegungen und Streckungen vollführen müssen, stellen die Schädelknorpel (Basilarknorpel und Trabekel, Ohrkapsel) starre unbewegliche Stützen oder Umhüllungen dar. Die knorpelige Nasenkapsel hingegen, welche in einem beweglichen Theile des Schädels ihren Sitz hat, indem sie an den verschiedenen Bewegungen der Oberlippe theilnehmen muss, zeigt in morphologischer und mikrochemischer Hinsicht volle Übereinstimmung mit den Kiemenknorpeln.

Diese Thatsache scheint mir für das fernere Studium des Knorpelgewebes von fundamentaler Bedeutung, indem sie ein Verallgemeinern an einzelnen Knorpeln gewonnener Thatsachen von vorn herein ausschließt. Struktur und Chemismus eines Knorpels stehen in innigstem Zusammenhange mit seiner Funktion.

Was nun den Unterschied im chemischen Aufbau der Schädel- und Kiemenknorpel anlangt, so finden wir, dass die Knorpel der Ohrkapsel und der Schädelbalken bei einer Doppelfärbung mit Hämalaun-Eosin sich fast ausnahmslos intensiv mit Eosin färben, während die Kiemenknorpel eine große Affinität zum blauen Farbstoffe zeigen, immer intensiv blau gefärbt erscheinen. Der Ohrknorpel bleibt selbst bei Überfärbung mit Hämalaun farblos. Da Hämalaun nach Fixirung der Gewebe in Pikrinsäuresublimat ein verlässliches Färbereagens auf Chondromucoid ist, kann man diesen Unterschied wohl mit Recht auf einen Mangel dieser Substanz in den Ohrkapseln und Schädelbalken zurückführen. Dies beweisen auch die Ergebnisse mit anderen Färbereaktionen, so besonders die Doppelfärbung mit Tropaeolin-Methylviolett nach Mörner, obwohl die Handhabung derselben viel schwieriger ist. Aber an gut gelungenen Präparaten erscheinen bei dieser Behandlung die Schädelknorpel lebhaft orange, die Kiemenknorpel und der später zu besprechende Schleimknorpel violett gefärbt.

Dass dieser mikrochemische Unterschied ein frühzeitig auftretender und zur Knorpelart in innigster Beziehung stehender ist, kann man am schönsten dort sehen, wo sich der Kiemenknorpel mit dem Knorpel der Parachordalia verbindet. Diese Verbindung ist

eine sekundäre; noch bei Larven von 7,5 mm Länge erscheinen Kiemenkorb und Schädelknorpel vollkommen getrennt. Später wachsen die ersten Querstäbe zu beiden Seiten der Chorda in zwei kopfwärts gerichtete, parachordale Knorpelstäbe aus, und diese verwachsen, wie ich im ersten Abschnitte erwähnt habe, mit den caudalen Enden der selbständig entstandenen Schädelbalken. Obgleich nun diese Verwachsung zu einer vollständigen Kontinuität der Knorpelgrundsubstanz führt, bleibt der mikrochemische Unterschied der beiden Knorpelarten erhalten und kann man an dieser Stelle an Längsschnitten, die mit Eosin-Hämalaun gefärbt wurden, den intensiv roth gefärbten Schädelknorpel direkt in den blau gefärbten Kiemenknorpel übergehen sehen (Fig. 26 bei *B*).

Die Verbindung geschieht in der Weise, dass sich die oberflächlichen Grundsubstanzlagen der beiden Knorpelarten bis zur Berührung an einander legen, so dass die dadurch entstehenden Scheidewände zur Hälfte aus roth gefärbter, zur anderen Hälfte aus blau gefärbter Grundsubstanz bestehen.

Das Perichondrium zieht in einem Zuge über diese Verbindungsstelle hinweg.

Hier ist auch der Ort, mit einigen Worten auf die Art und Weise, wie die Verbindung des Knorpelskelettes mit der Chorda erfolgt, zurückzukommen.

Während diese Verbindung im Bereiche des zweiten bis siebenten Paares der Querstäbe durch eine dünne Lage des zellarmen Perichondriums (Fig. 27 und 28 *P*) erfolgt, indem dasselbe an der Elastica chordae (*E*) fest anhaftet, gestaltet sich dieses Verhalten für das erste Paar der Querstäbe wesentlich anders und sehr eigenthümlich.

Nachdem die dorsalen Enden der ersten Querstäbe in der oben (p. 612 ff.) angegebenen Weise parachordal zu liegen gekommen sind, erscheinen sie zunächst auch nur durch Perichondrium mit der Chordascheide verbunden (Fig. 30). Dieses Perichondrium zeigt aber einen anderen Charakter, als jenes an den Verbindungsstellen der übrigen Querstäbe, indem sich den Zellen desselben groß- und kleinblasige Zellen (Fig. 30 *F*) des epichordalen Fettgewebes beimengen. Gleichzeitig zeigen die sonst spärlichen und unansehnlichen Zellen des Perichondriums Vermehrungs- und Wachsthumserscheinungen; viele derselben sind protoplasmareicher geworden (*Kb*), und einzelne bilden bereits im Anschluss an die oberflächliche Grundsubstanzlage des Knorpels ebenfalls Knorpelgrundsubstanz in Form dünner Kapseln

oder Bälkchen (K), in welche wieder auch die Fasern des Perichondriums mit einbezogen werden. Die groß gewordenen Zellen des Perichondriums, welche man als Chondroblasten auffassen muss, sind im Schnittpräparat, an dem das Fett extrahirt ist, oft schwer von den kleinsten Fettzellen zu unterscheiden, und so kann hier leicht der Eindruck entstehen, als ob das ganze Gewebe zwischen Parachordalia und Chorda knorpelbildend wäre. Es ist dies jenes Gewebe, welches GEGENBAUR als skeletogenes bezeichnet hat.

Noch weiter kopfwärts haben sich sämmtliche Zellen des Perichondriums in Chondroblasten umgewandelt und zwischen sich Knorpelgrundsubstanz ausgeschieden (Fig. 31). So ist zwischen Chorda und dem parachordalen Längsstab eine intercalare Knorpelmasse (K) vom Typus des Kiemenknorpels entstanden, welche zwischen beiden eine feste Verbindung herstellt, während die blasigen Zellen des Fettgewebes vollkommen verdrängt worden sind.

Dieses ganze Verhalten ist von besonderem Interesse für das Verständnis der Neurapophysenentstehung bei der Metamorphose, von der am Schlusse dieser Abhandlung die Rede sein wird.

B. Der Schleimknorpel.

Der Schleimknorpel[1] von Ammocoetes wurde zuerst von SCHNEIDER als eine Abart des Knorpelgewebes erkannt und beschrieben, wesshalb ich seine Schilderung wörtlich anführe. »Zwischen den Platten des Perichondriums findet sich bei Ammocoetes in einer ziemlichen Ausdehnung ein Gewebe, welches ich mit dem Namen Schleimknorpel bezeichne. Es tritt an den Rändern der Schädel- und Kiemenknorpel auf, und obgleich seine Zellen sich vielleicht nicht unmittelbar in Knorpel umwandeln, zeigen sie die Stellen an, wohin sich die Schädel- und Kiemenknorpel ausdehnen und wo sich neue Knorpel ausbilden. Die Platten des Perichondriums weichen aus einander und lassen einen Raum zwischen sich, welcher fast ganz mit Fäden ausgefüllt wird, welche vorherrschend senkrecht zu den

[1] Mit KAENSCHE ziehe ich den Ausdruck »Schleimknorpel« dem ebenfalls von SCHNEIDER und NESTLER gebrauchten Synonym »Vorknorpel« vor, nicht nur, weil FÜRBRINGER mit dem letzteren bei Petromyzon bestimmte vor dem eigentlichen Schädel gelegene Knorpelstücke bezeichnet, sondern weil es sich in der That um einen Knorpel handelt, der durch seinen reichlichen Gehalt an Chondromucoid ausgezeichnet ist. Diese Eigenschaft unterscheidet ihn auch von dem Vorknorpel STRASSER's und HASSE's, obwohl er zum fertigen Hyalinknorpel des Petromyzon in ähnlichem Verhältnisse steht, wie das prochondrale Gewebe zum fertigen Knorpel.

Platten des Perichondriums stehen, aber auch in allen anderen Richtungen verlaufen. Diese Fäden quellen in kalter Essigsäure nicht. Sie färben sich nur nach langer Einwirkung in Karmin-Ammoniak und werden dann durch Essigsäure nicht entfärbt. Auf den Fäden liegen sternförmige Bindegewebszellen. Zwischen den Fäden und Zellen findet sich keine feste Intercellularsubstanz, sondern Flüssigkeit. Man kann die Fäden als elastische Fasern oder auch als Reste der gallertförmigen Intercellularsubstanz betrachten[1]«.

Diese Angaben wurden von KAENSCHE[2], einem Schüler SCHNEIDER's, theilweise wiederholt, doch geht aus der Art seiner Darstellung hervor, dass er diesen Schleimknorpel mehr für eine eigenthümliche Modifikation des Perichondriums, als für Knorpelgewebe hält. KAENSCHE schreibt p. 231: »Das Perichondrium ist bei Ammocoetes nicht auf die Umhüllung des schon vorhandenen Knorpels beschränkt, sondern erhebt sich zunächst von den Schädelbalken nach oben und medial nach innen zur Bildung der festen, fibrösen Schädelkapsel. Außerdem aber weichen, wie SCHNEIDER zuerst angegeben hat, die Platten desselben an den äußeren Rändern der Knorpel etwas aus einander und setzen sich als sehr dünne Lamellen in ganz bestimmten Richtungen durch den Körper fort. Der Raum zwischen je zwei Platten des Perichondriums ist von einer eigenthümlichen Modifikation des Bindegewebes, die SCHNEIDER Schleim- oder Vorknorpel genannt hat, ausgefüllt.«

Auch die Schilderung, die KAENSCHE vom feineren Baue und die Abbildungen (Fig. 31, 32), die er von diesem Schleimknorpel giebt, sind sehr mangelhaft.

BUJOR endlich erklärt den Schleimknorpel SCHNEIDER's einfach für fibröses Bindegewebe, das er der Hauptsache nach aus sehr durchscheinenden, glasartigen elastischen Fasern zusammengesetzt sein lässt[3]. Dieser scheinbare Widerspruch darf uns nicht wundern, nachdem derselbe Autor, wie im ersten Abschnitte erwähnt wurde, auch die Grundsubstanzscheidewände der Kiemenknorpel für ein elastisches Fasernetzwerk erklärt. Außer diesen Autoren hat sich meines Wissens Niemand mit dem Schleimknorpel von Ammocoetes beschäftigt, obwohl es sich dabei um ein höchst eigenthümliches Ge-

---

[1] l. c. p. 34.

[2] Beiträge zur Kenntnis der Metamorphose des Ammocoetes branchialis in Petromyzon. Diss. Breslau 1889 und in den Zoolog. Beitr. von A. SCHNEIDER, Bd. II, 1890, p. 219—250.

[3] l. c. Sep.-Ausg. p. 18.

webe handelt, das schon vom allgemein histologischen Standpunkte aus volle Aufmerksamkeit verdient.

Bevor ich auf die Schilderung des feineren Baues dieses Schleimknorpels eingehe, dessen Einzelheiten die Beschreibung SCHNEIDER's durchaus nicht erschöpft hat, sei mit einigen Worten auf die Verbreitung des Schleimknorpels hingewiesen. Dieselbe ist eine sehr ausgedehnte und wieder am eingehendsten von SCHNEIDER beschrieben, so dass ich seine Angaben mit wenigen Ausnahmen bestätigen kann. Vor Allem bedarf der von SCHNEIDER allgemein ausgesprochene Grundsatz, dass der Schleimknorpel die Stellen anzeigt, wohin sich die Schädel- und Kiemenknorpel ausdehnen und sich bei der Metamorphose neue Knorpel bilden, in so fern eine Einschränkung, als nicht alle Knorpel des Petromyzontenskelettes im Schleimknorpel vorgebildet sind und sich nicht sämmtlicher Schleimknorpel von Ammocoetes in Hyalinknorpel umwandelt.

Um die folgende Beschreibung anschaulicher zu machen, habe ich in den Fig. 21—26 eine Reihe von Frontalschnitten durch den Schädel eines 9 cm langen Ammocoetes abgebildet, und zwar in ventro-dorsaler Reihenfolge, an welchen der Hyalinknorpel des Schädelskelettes roth, der des Kiemenskelettes dunkelblau, der Schleimknorpel blassblau gefärbt erscheinen.

Vergleicht man diese Frontalschnitte mit den Querschnittsbildern, die SCHNEIDER (l. c. Taf. I) gegeben hat, so wird man eine hinreichende räumliche Vorstellung über die Anordnung des Schleimknorpels gewinnen.

Die größte zusammenhängende Schleimknorpelmasse finden wir in Form einer der Körperkonvexität entsprechend gekrümmten Platte von 0,12—0,16 mm Dicke, welche den ganzen Raum zwischen den ventralen Längsstäben im Bereich der Schilddrüse ausfüllt, ihr gleichsam als Boden dient (Fig. 2 *Thr* und Fig. 21 *Schp*) und sich rostrad verbreitert fortsetzt in eine die Rachen- und Mundhöhle umschließende Platte, welche bis zum Mundrande reicht (Fig. 2 *B* und Fig. 21 *MRp*).

Ihr caudaler Ansatz folgt dem Verlaufe der ventralen Längs- und der ersten Querstäbe, d. h. sie steigt dem Übergange der ersteren in die letzteren folgend eine Strecke weit am rostralen Rande der ersten Querstäbe empor (siehe Fig. 3 zwischen *VLS* und *1*, Fig. 21, 22 bei *). Bald wird sie jedoch durch die seitliche Vorwölbung des ersten Kiemensackes von der Verbindung mit den ersten Querstäben abgedrängt (Fig. 23), so dass sie nicht, wie SCHNEIDER angegeben hat, eine vollständige Fortsetzung des Kiemenkorbes an dessen vor-

derem Rande bildet. Es läuft vielmehr ihr hinterer Rand, welcher zugleich die rostrale Grenze des ersten Kiemensackes bildet, in weitem Bogen nahezu parallel zu der Knorpelschlinge, welche der erste Querstab um die erste Kiemenöffnung bildet (Fig. 4 *VS*) empor, um sich über der Frontanebene wieder caudalwärts wendend am hinteren Rande der Ohrkapsel mit dem ersten Querstabe zu vereinigen (Fig. 4 *V*, Fig. 26 *V*).

Dieser caudale verdickte Rand der Mundrachenhöhlenplatte[1] erscheint am Frontalschnitt dreikantig und folgt genau dem Verlaufe der Pseudobranchialrinne (Fig. 22—24 *PsBR* und *HR*); in ihm entwickelt sich bei der Umwandlung des Ammocoetes in Petromyzon ein achter Querstab, das extra-hyal von PARKER, dessen Rudiment ich, wie erwähnt, auch bei Ammocoetes gelegentlich beobachten konnte (Fig. 23 *RQ*).

Der verdickte Rand der Mundrachenhöhlenplatte ist es auch, welchen RATHKE als ersten hyalinen Querstab beschrieben hat, worauf ich im ersten Theile hingewiesen habe.

Im Übrigen sei betreffs dieser Verhältnisse auch auf die zutreffende Schilderung NESTLER's[2] verwiesen, welcher das beschriebene Verhalten der Mundrachenhöhlenplatte an ihrem caudalen Rande bereits richtig erkannt hat.

Bei seinem Emporsteigen an der rostralen Grenze des ersten Kiemensackes entsendet dieser Rand eine kurze Schleimknorpelplatte in die laterale Lamelle des Velums, und zwar in den Ansatz desselben längs der Seitenwand der Rachenhöhle (Fig. 23 *VK*).

Noch weiter dorsal spaltet sich der caudale Rand der Mundrachenhöhlenplatte in zwei nahezu senkrecht auf einander stehende Platten (Fig. 24 und 25 *HRS* und *HRT*), von denen die äußere sagittal verläuft (*HRS*), mehrfach durchbrochen erscheint zum Durchtritte hohler Muskelfasern für das Velum und mit ihrem rostralen Ende die Spitze der Seitenhörner der Schädelbalken (pterygoid von PARKER) umfasst (Fig. 25 *QF* und *HRS*); die innere bildet die rostrale Grenze des ersten Kiemensackes, steht daher nahezu quer (*HRT*) und legt sich an die caudal-ventrale Fläche der knorpeligen Ohrkapsel,

---

[1] SCHNEIDER hat diese Platte als »Kiemenplatte« bezeichnet, wie ich glaube ohne Recht, da sie mit den Kiemen nichts zu thun hat. Ich wähle die entsprechenderen Bezeichnungen »Schilddrüsenplatte« für den ventral von der Schilddrüse gelegenen Theil, und »Mundrachenhöhlenplatte« für den die genannten Räumlichkeiten umschließenden Theil.

[2] l. c. p. 10.

welche sie noch weiter dorsal mit dem ersten Querstabe verbindet (vgl. auch Fig. 4 bei *V*).

Auch das vordere Ende der Mundrachenhöhlenplatte, welches dem äußeren Unterlippensaume folgt, steht mit einer rechtwinkeligen Schleimknorpelplatte lose in Verbindung. Dieselbe liegt zu beiden Seiten des medianen Tentakels im Wulste der Unterlippe, so dass die innere Lamelle sagittal, die äußere transversal steht, während der nach vorn und außen offene Winkel das rundliche Bündel des queren Unterlippenmuskels umfasst (Fig. 22 *ULK* und *ULK'*). Während ventralwärts die beiden Lamellen getrennt zwischen die Muskelbündel eindringen, wie dies SCHNEIDER[1] beschrieben hat und so ganz in die Nähe des Vorderendes der ventralen Kiemenkante gelangen, wandeln sie sich dorsalwärts in einen dreieckigen Stab um (Fig. 23 *ULK*), der seitlich in der Begrenzung des Mundeinganges emporsteigt, sich, immer dünner werdend, gegen die Schädelbasis krümmt, um endlich mit einer Schleimknorpelmasse zu verschmelzen, in welche die bogenförmige Vereinigung der Schädelbalken hinter der Nasenkapsel eingebettet erscheint (Fig. 24 *SNP*).

Diese ziemlich mächtige Schleimknorpelmasse hängt rostralwärts, die häutige Schädelkapsel umfassend (Fig. 24 *SNP*) mit einem Schleimknorpel zusammen, der zu beiden Seiten der knorpeligen Nasenkapsel (*NK*) sich einerseits an diese anschließt, andererseits lateralwärts sich zwischen das rostrale Ende der Seitenlängsmuskeln und der gekreuzten Oberlippenmuskulatur einschiebt, so gleichsam die Rolle einer knorpeligen Muskelscheidewand spielend (Fig. 25 *SNP*). Dieselbe bildet zugleich den hinteren Rand einer dreieckigen Schleimknorpelplatte, welche sich unter der offenen Nasenrinne als Stütze derselben nach vorwärts schiebt.

Im Velum findet sich außer der Schleimknorpelplatte in seiner lateralen Wurzel ein dreieckiger Knorpelstab als Stütze des rostralen Umschlagsrandes (Fig. 23 und 24 *VK'*), welcher etwas unter der Frontanebene beginnt und bis zur dorsalen Verbindungsstelle der beiden inneren Lamellen des Velums emporzieht.

Eine dünne senkrechte Schleimknorpelplatte dient der ventralen Kiemenkante als Stütze (Fig. 21 *VKK*) und reicht dieselbe rostralwärts bis in die Basis des medialen Tentakels.

Eine Schleimknorpelspitze zeigen auch die Konvexitäten der kopfwärts gerichteten Krümmungen der Querstäbe (Fig. 22 und 23 *F*),

[1] l. c. p. 61 und Taf. I, Fig. 4.

sowohl dorsal als ventral; die mittlere Krümmung des ersten Querstabes besitzt ebenfalls eine zuerst von NESTLER beschriebene Schleimknorpelspitze.

Schleimknorpel findet sich endlich an den der äußeren Kiemenrinne zugewendeten Rändern der hypo- und epitremalen Längsstäbe ventral und dorsal von den Kiemenöffnungen.

Die Beziehungen dieser schleimknorpeligen Anlagen zum Knorpelskelette des Petromyzon ergeben sich theilweise leicht aus dem Vergleiche des letzteren mit dem ungleich einfacheren Skelette von Ammocoetes; theilweise bedürfen dieselben noch einer genaueren Untersuchung und verweise ich auf das Folgende.

Was nun den feineren Bau dieses Schleimknorpels anlangt so bietet derselbe eine Reihe von Eigenthümlichkeiten, welche ihn wesentlich vom Knorpelgewebe der höheren Wirbelthiere unterscheiden und ihn als ein Gewebe sui generis erscheinen lassen. Trotzdem halte ich es für vollkommen gerechtfertigt, dasselbe dem Knorpelgewebe zuzurechnen[1] und werden wir bei aller Verschiedenheit Anknüpfungspunkte im Aufbaue desselben finden, welche einen Vergleich einerseits mit dem Stützgewebe gewisser niederer Thiere, andererseits mit dem Knorpelgewebe höherer Wirbelthiere gestatten.

Im frischen Zustande besitzt der Schleimknorpel ein hyalines, vollkommen durchsichtiges Aussehen, und neben einer gewissen Weichheit und Biegsamkeit jene Elasticität und Festigkeit, welche seine Verwendung am Aufbaue des Skelettes, besonders als schützende Hülle der Mundrachenhöhle verständlich machen.

Schneidet man einem eben getödteten Ammocoetes ein Stück der Schilddrüsenplatte heraus, so gelingt es leicht durch Schaben mit dem Skalpell Epidermis und Corium zu entfernen und so den Schleimknorpel allein zur Ansicht zu bekommen. Versucht man ihn mit Nadeln zu zerzupfen, so gelingt dies nur mit einiger Mühe in Folge der Festigkeit des Gewebes und kann man dabei eine gewisse Spaltbarkeit senkrecht zur Oberfläche desselben beobachten.

Betrachtet man ein solches Spaltungsstück in $^1/_2{}^0/_0$iger Kochsalzlösung (Fig. 15), so scheint dasselbe überwiegend aus Fasern zusammengesetzt zu sein, zwischen welchen zunächst nur rundliche Zellkerne spärlich verstreut erscheinen.

Die Fasern selbst sind dicht an einander gedrängt, vielfach nach

[1] Eine Zusammenfassung der Gründe hierfür habe ich in der vorläufigen Mittheilung: »Zur Kenntnis des histologischen und anatomischen Baues von Ammocoetes«, Anat. Anz., Bd. X, 1895, p. 707 gegeben.

Art eines Filzes durchflochten, lassen aber im Allgemeinen eine Hauptverlaufsrichtung senkrecht zu den Oberflächen des Perichondriums (*P*) erkennen.

Das Lichtbrechungsvermögen der Fasern im frischen Zustande ist kein besonders starkes und quellen dieselben nach Zusatz von kalter Essigsäure bald auf, so dass sich nach kurzer Zeit der ganze Knorpel in eine glasartig durchsichtige Masse verwandelt, in welcher nur die Zellkerne deutlich hervortreten; die ganze reiche Faserung ist spurlos verschwunden.

Dies muss ich entgegen der Angabe SCHNEIDER's, dass die Fasern in kalter Essigsäure nicht quellen, besonders hervorheben, weil dadurch die von diesem Autor ausgesprochene Möglichkeit, die Fasern für elastische zu halten, ausgeschlossen erscheint, obgleich, wie wir sehen werden, ihr morphologisches Aussehen im gehärteten Zustande manche Ähnlichkeit mit solchen bietet und auch ihr Quellungsvermögen so verändert wird, dass sich die Angabe SCHNEIDER's möglicherweise auf das gehärtete Gewebe bezieht. Nicht viel mehr erfährt man über den Bau dieses Gewebes an Schnitten durch den mannigfach fixirten Knorpel. Die Fasern treten hier jedoch schärfer hervor und glaubt man an vielen derselben Verzweigungen nach Art der elastischen Fasern wahrzunehmen (Fig. 16).

An den Oberflächen der Knorpelplatten liegt ein ziemlich derbes, mit spärlichen, flachen Zellen versehenes Perichondrium (Fig. 16 *P'* und *P*), welches dort, wo Schleimknorpel an Hyalinknorpel stößt, direkt in das Perichondrium des letzteren übergehen kann. Dieses Perichondrium ist an der Außenfläche der Schilddrüsen- und Mundrachenhöhlenplatte derber und schärfer begrenzt als an der Innenfläche, an welcher man gelegentlich auch Fasern des Knorpels büschelförmig in das Perichondrium ausstrahlen und dasselbe senkrecht durchsetzen sehen kann (Fig. 16 *B*).

Der Verlauf der Fasern ist nicht überall derselbe; in der Schilddrüsen- und Mundrachenhöhlenplatte sind sie im Allgemeinen parallel zu einander und senkrecht zu den Platten des Perichondrium angeordnet. In den Schleimknorpelplatten der Oberlippe erscheinen sie oft so gedreht, dass an sagittalen Durchschnitten wirtelförmige Figuren entstehen.

Zwischen den Fasern treten nun deutlich verästelte Zellen mit faden- oder flügelförmigen Fortsätzen hervor, welche vielfach unter einander zu anastomosiren scheinen. Zwischen Zellen und Fasern findet sich eine vollkommen hyaline und gleichmäßige Masse, welche

Färbungen gegenüber ein ganz charakteristisches Verhalten zeigt. Auf Grund der Angaben SCHNEIDER's über die Natur der Fasern versuchte ich zunächst eine Reihe von Färbungen, mittels welcher erfahrungsgemäß der Nachweis elastischer Fasern in den Geweben von Säugethieren leicht gelingt.

Versuche mit Orceïn nach der Angabe von UNNA-TÄNZER[1] ergaben an Schnitten aus Alkohol betreffs der elastischen Natur der Fasern vollkommen negative Resultate. Aber auch die Elastica der Chorda, sowie die Grundsubstanzbalken der anstoßenden Schädeltrabekel blieben absolut farblos. Dagegen zeigten sich die Schleimkörnchen in den intraepithelialen Drüsen der Kiemensäcke, die oberflächlichste Lage der Epidermiszellen, welche ebenfalls reichlich Schleim produciren und die Grundsubstanz des Schleimknorpels mit Orceïn gefärbt.

Wie mittels dieser Färbung, so blieben die Fasern des Schleimknorpels auch bei Anwendung anderer, specifischer Färbungen auf elastische Fasern ungefärbt. Dagegen zeigte die Grundsubstanz stets deutliche Schleimfärbung. So färbt sie sich intensiv blau mit Hämalaun und Hämatoxylinthonerde nach DELAFIELD, violett bei MÖRNER's Doppelfärbung mit Tropaeolin-Methylviolett, während die Fasern lebhaft gelb gefärbt erschienen; eben so die Elastica chordae und die Grundsubstanzbalken der Schädelknorpel. Die Knorpel des Kiemenkorbes erschienen bei gelungener Färbung, wie erwähnt, ebenfalls violett.

Diese Farbreaktionen zeigen deutlich, dass die Grundsubstanz des Schleimknorpels größtentheils aus einer schleimhaltigen Masse besteht[2], in welche verästelte Zellen und Fasern eingebettet erscheinen, welche sich färberisch wie Bindegewebsfasern verhalten.

Damit ist jedoch der Bau des Schleimknorpels nicht erledigt; ein wichtiges morphologisches Verhalten erkennen wir erst an Isolationspräparaten des in MÜLLER'scher Flüssigkeit erhärteten Gewebes.

Man verfährt dabei am besten so, dass man kleine Stückchen des gut ausgewässerten Schleimknorpels in Eosin oder Congoroth

[1] Monatshefte f. prakt. Dermatol. Bd. XII. 1891. p. 394.

[2] Ich bemerke hier ausdrücklich, dass sich mit Hämalaun nur der als Chondromucoid bezeichnete schleimähnliche Körper blau färbt, während der Schleim von Becherzellen, in den Schleimsäcken von Myxine etc. absolut ungefärbt bleibt, sich dagegen mit Hämatoxylin nach DELAFIELD intensiv blau färbt.

färbt und dann in Glycerin-Wassergemisch sorgfältig zerzupft. Auf solche Weise wurden die in Fig. 17, 18 und 19 abgebildeten Präparate gewonnen. An solchen Präparaten treten die Leiber der verästelten Zellen gut gefärbt hervor und kann man zweifellos erkennen, dass dieselben durch breitere oder dünnere Fortsätze unter einander in Verbindung stehen (Fig. 17 *A*, *Z* und *Z'*). Die Beobachtung dieser Anastomosen wird einigermaßen dadurch erschwert, dass die Zellausläufer sich oft sehr stark abplatten, verbreitern und anscheinend aufgefasert ganz allmählich in die Grundsubstanz verlieren, wie dies an der in Fig. 19 abgebildeten Zelle sehr schön zu sehen war. Auffallenderweise gelingt es nie solche anastomosirende Zellen vollkommen zu isoliren; betrachtet man dieselben aufmerksam mit den stärksten Vergrößerungen, dann sieht man zwischen ihren Ausläufern und dem Zellleib dünnste Häutchen ausgespannt (Fig. 17 *B*), und in diese Häutchen, nicht in formlose Grundsubstanz, verlieren sich auch die aufgefaserten Enden der Zellen.

Es gelingt nicht schwer größere Stücke solcher Platten zu isoliren, die streckenweise vollkommen homogen, dann wieder fein gestreift, wie aus Fibrillen zusammengesetzt erscheinen (Fig. 17, 18). An denselben kann man auch erkennen, dass die Platten ein Bildungsprodukt der Zellen sind, indem die stark abgeplatteten Ausläufer der Zelle sich direkt in die fibrilläre Streifung der Membran fortsetzen, diese fibrilläre Streifung aber auch noch über den Zellleib hinweglaufend gesehen werden kann (Fig. 19).

Diese letztere Beobachtung, welche Dank des deutlichen Hervortretens der Fibrillen durch die Färbung mit Congoroth in einer jeden Zweifel ausschließenden Weise die Fibrillen als eine differenzirte und kontinuirliche Oberflächenlage des Zellprotoplasmas erkennen lässt, bewahrt uns auch vor der irrthümlichen Annahme, als ob hier die platten, zerfaserten Enden der Zellen direkt in die differenzirten Fibrillen übergehen würden, d. h. als ob letztere aus den Ausläufern der Zelle auswachsen würden. Der Umstand, dass die Fibrillen in gleichmäßigem Zuge auch durch die scharfrandig begrenzten Buchten zwischen den Zellausläufern ausgespannt verlaufen, lässt vielmehr vermuthen, dass hier Zellprotoplasma schon längst vollkommen in die Differenzirung von Fibrillen aufgegangen ist und ein ähnlicher Process an den wachsenden Enden der Ausläufer noch immer im Gange ist.

Ich befinde mich mit diesen Beobachtungen vollkommen in

Übereinstimmung mit den Darstellungen, welche LWOFF[1] und FLEMMING[2] von der Entwicklung der Bindegewebsfibrillen gegeben haben. Wir können demnach die Beziehung der Zellen zu den Platten ungezwungen als eine Bildung bindegewebiger Platten durch Oberflächendifferenzirung von Zellprotoplasma auffassen, und zwar sind an der Bildung einer Platte, beziehungsweise Fibrille, mehrere Zellen betheiligt, wie man aus dem ununterbrochenen Hinwegziehen der Fibrillen über benachbarte Zellen schließen muss, woraus auch ohne Weiteres der Zusammenhang der Zellen verständlich wird, der so lange ein protoplasmatischer ist, als die Verbindungsbrücke nicht zur Differenzirung von Fibrillen verbraucht ist. Mechanisch bleibt er auch hernach bestehen und macht der fibrilläre Zusammenhang eine Isolation der Zellen unmöglich.

Die Zellen sitzen den Platten mit breiter Fläche auf, und da die letzteren eine bestimmte Anordnung zeigen, ist auch das Aussehen der Zellen an Schnitten je nach der Schnittrichtung ein verschiedenes.

An Schnitten parallel zur Fläche der Membranen erscheinen die Zellen als flächenhaft ausgebreitete, verzweigte Gebilde, auf darauf senkrechten Schnitten dagegen spindel- oder stäbchenförmig.

Dieses verschiedene Aussehen gestattet demnach einen Schluss auf die Anordnung der Platten.

So auffallend sich nun auf den ersten Blick dieses beschriebene Gewebe von dem, was man gewöhnlich als Knorpelgewebe bezeichnet, unterscheidet, so wird man bei genauem Vergleiche doch eine Anzahl von ähnlichen Geweben finden, welche als Übergangsformen zu typischem Knorpelgewebe aufgefasst werden müssen.

Das Befremdendste im Aufbau des Schleimknorpels von Ammocoetes bilden wohl die verästelten Zellen ohne jede Grenzscheidenbildung und die reichliche Faserplattenbildung in der Grundsubstanz.

Verästelte Zellen in echtem Hyalinknorpel sind jedoch vielfach beschrieben worden, und zwar außer bei niederen Thieren (Cephalopoden, Selachiern, Ganoiden) auch bei Säugethieren, wie z. B. im Kehlkopf des Ochsen an weicheren Stellen (KÖLLIKER), im Patellar-

[1] Untersuchungen über die Entwicklung der Fibrillen des Bindegewebes. Sitzungsber. der k. Akad. der Wiss. in Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. XCVIII. Abth. III. p. 184.

[2] Zur Entwicklungsgeschichte der Bindegewebsfibrillen. Internat. Beitr. zur wiss. Med. VIRCHOW-Festschrift. Bd. I. 1891.

knorpel des Neugeborenen (Retzius, Budge) und in Enchondromen (Virchow). Von besonderem Interesse scheint mir das Vorkommen verästelter Knorpelzellen bei Neugeborenen und in den Wachsthumszonen des Knorpels, wo ich es z. B. in den oberflächlichen Lagen der Gelenkknorpel beim Menschen in ausgezeichneter Weise beobachten konnte, weil es darauf hindeutet, dass es sich dabei um Jugendstadien von Knorpelzellen handelt. Daher wird auch das Vorkommen verästelter Zellen im Schleimknorpel des Querders, der ja ein ausgesprochen larvales Gewebe darstellt, weniger befremdlich.

Was weiter die Fasern und Platten in der Grundsubstanz anlangt, so sind faserige Bildungen in der Knorpelgrundsubstanz längst bekannt. Ganz abgesehen von den eigentlichen Knorpelfibrillen, die sich durch große Feinheit auszeichnen, den Fasern in der Grundsubstanz der sogenannten fibrösen Knorpel (Zwischenwirbelbandscheiben), sowie den elastischen Fasern in den Netzknorpeln, finden sich auch echte Hyalinknorpel, in deren Grundsudstanz vom Perichondrium aus derbe Bindegewebsfaserzüge einstrahlen, wie z. B. im Bindegewebsknorpel der Elasmobranchier (Hasse). Hierher gehören auch gewisse Knorpel (Zungenbeinkiel) von Myxine, in denen die blasigen Knorpelzellen in ein dichtes Gerüstwerk bindegewebiger Plattenfaserzüge eingebettet erscheinen.

Endlich erinnere ich an die von Langhans[1] beschriebenen Bilder in den Skleralknorpeln gewisser Fische (Hexanchus) und die von Hasse[2] beschriebenen Fälle bei Heptanchus und Plagiostomen, wo im echten Hyalinknorpel prochondrale Gewebereste stehen bleiben, in denen die Zellen dann häufig keine Membran besitzen, auswachsen, Fortsätze treiben, wobei dann diese in Verbindung mit der komprimirten Grundsubstanz elastische Platten, Kernfasern oder einfache elastische Fasern darstellen.

Elastische Fasern in reichlich entwickelter Grundsubstanz eingelagert fand ich in ausgezeichneter Weise auch in den Wirbelknorpeln von Acipenser ruthenus. Etwas Ähnliches, wenn auch in geringerer Entwicklung, kann man auch an den Rändern der Kehlkopf- und Luftröhrenknorpel beim Menschen sehen.

Finden wir so einerseits im Knorpelgewebe der höheren Thiere mannigfache Anklänge an den Schleimknorpel von Ammocoetes, so

---

[1] Untersuchungen über die Sclerotica der Fische. Diese Zeitschr. Bd. XV. 1865. p. 249.

[2] Über den Bau und über die Entwicklung des Knorpels bei den Elasmobranchiern. Zool. Anz. 1879.

zeigt derselbe andererseits auch deutliche Übergänge zu dem Typus des Stützgewebes bei Wirbellosen. So beschreibt ÖRLEY[1] im trichterförmigen Deckel der Serpula vermicularis ein Gewebe, »welches an den hyalinen Knorpel erinnert«, das er jedoch zu dem bei wirbellosen Thieren so sehr verbreiteten Gallertgewebe rechnet. Seine Beschreibung, sowie die Abbildung 32, Taf. XIII, welche er von diesem Gewebe giebt, erinnert lebhaft an den Schleimknorpel von Ammocoetes. Leider hat ÖRLEY nur mit Karmin gefärbt, so dass wir über das Verhalten der Grundsubstanz des Gewebes keinen näheren Aufschluss erhalten. Ich hebe aus seiner Beschreibung Folgendes hervor: »Wir finden eine homogene Grundsubstanz mit eingelagerten Zellen, die bald mehr, bald weniger zahlreiche Ausläufer entsenden, welche netzartig unter einander in Verbindung treten..... Die Ausläufer sind immer solid aussehende Fasern..... Auf Längsschnitten wird man öfters gewahr, dass sie parallel der Achse des Stieles sich anordnen und das Aussehen von Lamellen bekommen..... Dieses eben beschriebene Gewebe ist unter den Evertebraten besonders bei vielen Würmern und im Mantel der Tunicaten verbreitet. In dem Kragen der Sabelliden und Terebelliden scheint es nach den Untersuchungen von CLAPARÈDE sehr gewöhnlich zu sein.«

Wie nahe das als Schleimknorpel beschriebene Gewebe von Ammocoetes einem gallertigen Füll- oder Umhüllungsgewebe steht, kann man am besten an der Oberlippe dieses Thieres sehen. In der Peripherie der Nasenkapsel, und zwar in ihren dorsalen Partien, geht der Schleimknorpel ohne scharfe Grenze über in ein Gewebe, welches die größte Ähnlichkeit mit ersterem besitzt und die Zwischenräume zwischen den Muskelfasern ausfüllt, wie ein interstitielles Bindegewebe. Es unterscheidet sich vom Schleimknorpel dort, wo er von Perichondrium umschlossen ist, nur durch eine schwächere Färbbarkeit in Hämalaun und geringeren Gehalt an Fasern in der Grundsubstanz, so dass diese Füllmasse, welche an den Stellen der späteren »Vorknorpel« von FÜRBRINGER gefunden wird, in der That sehr an ein Gallert- oder Schleimgewebe erinnert.

Die Formen der Bindesubstanzen sind eben durchaus nicht immer scharf getrennte, sondern gehen vielfach unmerklich in einander über, und zwar wird dieser Übergang um so unmerklicher, je tiefer wir in der Thierreihe herabsteigen. So z. B. erinnert

---

[1] Die Kiemen der Serpulaceen und ihre morphologische Bedeutung. Mittheilungen aus der Zoolog. Station zu Neapel. Bd. V. 1884. p. 213.

das Füllgewebe des Wirbelkanals von Ammocoetes, welches das Centralnervensystem umhüllt, vielfach an eine Form von Zellknorpel, wie er noch bei Myxine und Anuren, ja selbst bei höheren Thieren gefunden wird, wo allerdings seine wahre Knorpelnatur vielfach bestritten ist. Die mechanische Leistung dieses eigenthümlichen Arachnoidalgewebes ist aber ähnlich, wie die mancher Knorpel und wird durch die ähnlichen Bauverhältnisse auch morphologisch zum Ausdruck gebracht[1].

3. Die Umwandlung des Skelettes von Ammocoetes in das Skelett von Petromyzon.

Bei der Metamorphose von Ammocoetes treten bekanntlich eine ganze Reihe neuer Skelettstücke auf, die theils selbständiger Natur sind, theils in inniger Verbindung mit dem larvalen Skelette entstehen. Das letztere erleidet dabei keine wesentlichen Veränderungen und ist in seinen Umrissen im Skelette des Geschlechtsthieres noch vollkommen erhalten, wie dies bereits LANGERHANS[2] erkannt und KAENSCHE[3] neuerdings bestätigt hat. Der neu hinzukommende Knorpel entsteht nicht überall gleich, beziehungsweise auf gleicher Basis. Es kommen dabei vielmehr verschiedene Ortlichkeiten in Betracht, und zwar entsteht neues Knorpelgewebe 1) an Stelle des Schleimknorpels, 2) im fibrösen Gewebe der Gehirnkapsel um das Schädelende der Chorda, zwischen Schädelbalken und Ohrblasen u. a. a. O., 3) im epaxialen Fettgewebe.

An keinem der angeführten Orte entsteht jedoch der neue Knorpel durch direkte Umwandlung, Metaplasie, des unveränderten larvalen Gewebes; wir sehen vielmehr an allen diesen Stellen lebhafte Neubildung oder Zuwanderung zelliger Elemente chondroblastischer Natur vor sich gehen, die dann in mehr oder minder übereinstimmender Weise die neuen Knorpel bilden. Unterschiede sind nur in der Genese der Grundsubstanz zu verzeichnen.

---

[1] Diese Übergangsformen von gewöhnlichem faserigem Bindegewebe zu echtem Knorpel systematisch untersucht und geordnet zu haben ist zweifellos ein Verdienst der Franzosen, in erster Linie RANVIER's und seines Schülers RENAUT. Wir werden auf die einschlägigen Untersuchungen dieser Forscher an anderer Stelle ausführlich zu sprechen kommen.

[2] Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Verhandlungen der naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B. Bd. VI. 1876. p. 35.

[3] l. c. p. 232 ff.

a. Die Schicksale des Schleimknorpels von Ammocoetes bei der Umwandlung in Petromyzon sind im Einzelnen nicht genügend verfolgt. Thatsache ist, dass bei Petromyzon keine Spur von Schleimknorpel mehr gefunden wird, und dass viele bei der Metamorphose neu auftretende Knorpel vom larvalen Schleimknorpel aus entstehen.

So entwickelt sich aus dem verdickten caudalen Rand der Mundrachenhöhlenplatte, wie schon erwähnt, der erste Querstab des Kiemenskelettes von Petromyzon, aus dem im unteren Lippensaum gelegenen Schleimknorpel der Lippenring; aus der Schleimknorpelplatte unter und vor der Nasenkapsel vervollständigt sich theils die letztere, theils geht die hintere Deckplatte (Ethmoid) daraus hervor; aus den Fortsätzen der Mundrachenhöhlenplatte, welche sich an die Ohrkapsel und die Seitenhörner der Schädelbalken anlegen, entwickeln sich die absteigenden Schädelfortsätze, aus dem Schleimknorpel im medianen Tentakel und der medianen Schleimknorpelplatte in der ventralen Kiemenkante das Zungenbein und der Zungenbeinstiel, aus den Schleimknorpelspitzen an den Konvexitäten der kopfwärts gerichteten Krümmungen der Querstäbe die hakenförmigen Fortsätze an denselben Stellen des Kiemenskelettes von Petromyzon, aus den schleimknorpeligen Rändern der hypo- und epitremalen Längsstäbe die Knorpelringe der Kiemensackausführungsgänge etc.

Schneider drückt sich über die Beziehungen beider Gewebe sehr vorsichtig aus, indem er sagt, dass der Schleimknorpel, obwohl sich seine Zellen vielleicht nicht direkt in Knorpel umwandeln, die Stellen anzeigen, wo sich die Schädel- und Kiemenknorpel ausdehnen und wo sich neue Knorpel ausbilden[1].

Eine sehr eigenthümliche Darstellung von der Umwandlung des Schleimknorpels in hyalinen giebt Kaensche[2]: »Die neuen Knorpel entstehen in der Weise, dass an allen eben erwähnten Stellen (d. h. an denen Schleimknorpel vorkommt) zahlreiche rundliche Zellen mit großen Kernen, die fast das ganze Lumen (!) der Zelle einnehmen, auftreten. Dieselben vermehren sich rasch, so dass sie bald, dicht an einander gedrängt, den Raum, den der Schleimknorpel früher einnahm, ausfüllen. . . . . . Die Intercellularsubstanz fehlt anfänglich noch vollständig. Sie entwickelt sich erst allmählich, und zwar tritt

[1] l. c. p. 43.
[2] l. c. p. 232.

sie zuerst in der Peripherie des jungen Knorpels auf. Von hier dringt sie allmählich in das Innere desselben vor.«

Nach BUJOR[1] erleidet der Schleimknorpel vor seiner Umwandlung eingreifende Veränderungen. Die Grundsubstanz wird sehr flüssig und durchsichtig, es treten die ersten Spuren der Fasern (d. h. der Scheidewände, deren Durchschnitte BUJOR für Fasern hält) auf, und vor Allem eine große Anzahl junger Bindegewebszellen mit hellem Protoplasma, die theilweise unmittelbar zu Knorpelzellen werden.

Ich selbst konnte die Vorgänge, welche während der Metamorphose beim Auftreten der neuen Knorpel an Stelle des Schleimknorpels sich abspielen, mangels geeigneter Übergangsstadien nicht in allen Einzelheiten verfolgen. Immerhin konnte ich an einigen Petromyzonten, die der Metamorphose noch sehr nahe standen, und bei denen noch nicht sämmtliche Knorpel vollkommen ausgebildet waren, einige Beobachtungen machen, welche bei gleichzeitiger genauer Untersuchung der neu entstandenen Knorpel einen Schluss auf die Art und Weise dieser Neubildung gestatten.

Jene Knorpel von Petromyzon, welche im Bereich des Schädels an Stelle von Schleimknorpel entstanden sind, zeigen ein eigenthümliches Aussehen, welches die Ursache gewesen sein mag für die sonderbare Schilderung, welche KAENSCHE von der Entstehung derselben gegeben hat.

Betrachtet man eines der von FÜRBRINGER als Vorknorpel bezeichneten Skelettstücke (Cart. annularis, semiannularis, rhomboidea) oder das Ethmoideum am Querschnitt, so findet man eine mittlere, grundsubstanzarme Partie mit großen Zellen allseitig umschlossen von einer subperichondralen Lage eines grundsubstanzreichen, kleinzelligen Knorpels, der ziemlich unvermittelt in den ersteren übergeht. Dieser Übergang ist wiederholt beschrieben und abgebildet worden.

So zuerst von JOHANNES MÜLLER[2], dann von BERGMANN[3], von LEYDIG[4] und neuestens wieder von RAWITZ[5].

Beide Zonen dieser Knorpel unterscheiden sich auch färberisch, indem die centralen Partien sich nicht mit Eosin färben, während

[1] l. c. p. 19.
[2] Vergl. Anat. der Myxinoiden. l. c. 1834. p. 134. Taf. IX, Fig. 5.
[3] Disquisitiones microsc. de cartilaginibus. 1850. Fig. 4.
[4] Lehrbuch der Histologie. 1857. Fig. 78.
[5] Grundriss der Histologie. 1894. Fig. 54.

die peripheren eine große Affinität zu diesem Farbstoffe zeigen, stets intensiv roth gefärbt erscheinen. Sie sind es auch, welche sich mit Blutfarbstoff imbibiren, und letzterer Umstand mag mit ein Grund für die intensive Rothfärbung mit Eosin sein.

Die großblasigen Zellen der Mitte sind durch sehr dünne und gleichmäßige Scheidewände getrennt, die keine Zusammensetzung aus Kapselwänden erkennen lassen und vermöge ihrer Widerstandslosigkeit sammt den Zellen meist zu einem centralen Strange verdrückt erscheinen, der einigermaßen an den Chordastrang erinnert. Gegen die Peripherie zu werden diese dünnen Scheidewände dicker, die Zellen werden kleiner und erscheinen von deutlichen Kapseln umgeben, zwischen denen sich Scheidewände einer andersartigen Grundsubstanz befinden. Endlich gehen die Zellen unter allmählicher Abflachung senkrecht zur Oberfläche des Knorpels in ein zellreiches Perichondrium über, in welchem jedoch die dem Knorpel zunächst gelegenen Zellen bereits ebenfalls eine Art zelltrennenden Alveolenwerks zwischen sich ausgeschieden haben, das am Durchschnitt langgezogene Maschen einer stark lichtbrechenden, nicht färbbaren homogenen Substanz bildet, die sich endlich nach außen unmerklich verliert.

Demnach müssen wir die oberflächliche, grundsubstanzreiche Lage des Knorpels als direkt aus dem Perichondrium hervorgegangen ansehen, wobei sich dieselben Vorgänge abspielen, wie sie beim Wachsthum der larvalen Schädelknorpel beschrieben wurden.

Die centralen Partien des Knorpels dagegen, welche in ihrem Aussehen mehr an die Kiemenknorpel erinnern, scheinen eine ganz andere Genese zu besitzen. Sie sind es, welche direkt aus den schleimknorpeligen Anlagen hervorgehen.

Nach Beobachtungen an den flügelförmigen, absteigenden Fortsätzen der Schädelbasis (Pterygoquadratum, Hyomandibulare und Hyoideum), welche sich an meinen Präparaten noch im Stadium der Umwandlung befanden, dürfte sich der histogenetische Vorgang dabei in folgender Weise gestalten:

Die Zellen des Schleimknorpels vermehren sich durch Theilung und wachsen unter gleichzeitigem Verlust ihrer protoplasmatischen Fortsätze zu typischen Knorpelzellen mit kugeligem Kern heran. Diese Umwandlung betrifft zunächst nur einzelne Zellen des Schleimknorpels, so dass man im Übergangsstadium neben Zellen, die durch ihren rundlichen Plasmakörper und kugeligen Kern bereits als echte Knorpelzellen angesehen werden müssen, noch verästelte Zellen mit

unregelmäßig gestaltetem und stets stärker färbbarem Kern vorfindet, die einigermaßen an die »dunklen, prochondralen Elemente« STRASSER's, wie sie bei der ersten Knorpelentwicklung auftreten, erinnern.

Bei der Umwandlung der letzteren in die kugeligen Zellen des definitiven Knorpels scheint auch ein Theil ihres Protoplasmas zur Grundsubstanzbildung verwendet zu werden, wie dies STRASSER von seinen dunklen, prochondralen Elementen beschreibt[1]. So geht allmählich die Umwandlung sämmtlicher Zellen des Schleimknorpels in kugelige, protoplasmareiche Knorpelzellen vor sich. Gleichzeitig erleidet auch das Faser- und Plattenwerk der Grundsubstanz eine eingreifende Veränderung, die im Wesentlichen eine ähnliche ist, wie sie die Faserzüge des Perichondriums bei ihrer Aufnahme oder Umwandlung in Knorpelgrundsubstanz erfahren.

In den mir vorliegenden Stadien hat es vielfach den Anschein, als ob das Faserwerk noch vorhanden wäre, indem zwischen den perichondralen Überzügen senkrecht ausgespannte Balken und Faserzüge zwischen den Zellen sichtbar sind, die in ihrer Anordnung sehr an die Faserplatten des Schleimknorpels erinnern. Bei genauerer Untersuchung sieht man jedoch, dass es sich bereits um ein stark lichtbrechendes Alveolensystem handelt, welches zwischen den Zellen hindurchgeht.

Das Faserplattenwerk des Schleimknorpels scheint demnach unter dem Wachsthumsdrucke der sich vermehrenden und abrundenden Zellen, — wobei es gleichzeitig eine mikrochemische Veränderung erfahren dürfte — direkt überzugehen in eine Intercellularsubstanz von derselben morphologischen Bedeutung, wie sie die Grundsubstanz des Kiemenknorpels besitzt, das heißt, sie bildet ein dünnwandiges Wabenwerk, innerhalb welches keine weitere Ablagerung von Grundsubstanz in Form von Kapseln erfolgt.

Auf diesen so entstandenen Knorpel wird aber noch von den Oberflächen her perichondraler Knorpel aufgelagert, welcher durch Kapselbildung ausgezeichnet ist, daher reicher an Grundsubstanz erscheint als die centralen Partien (Fig. 20 *A*). Demnach besitzen die mittleren Partien der auf schleimknorpeliger Grundlage entstehenden Knorpel eine andere Genese als die oberflächlichen. In den ersteren wird man eine Kapselbildung vermissen; was die Autoren hier als Kapseln beschrieben haben, ist, wie beim Kiemen-

---

[1] Zur Entwicklung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. Habilit.-Schrift. Leipzig 1879. p. 24.

knorpel, nur das Alveolenwerk der einheitlichen Grundsubstanz. Zu diesem kommt in den oberflächlichen Lagen die Bildung von Kapselsubstanz. Daher ist es begreiflich, wenn RENAUT[1] bei der Schilderung dieser Knorpel sagt, dass sich in der Mitte des Knorpelstückes nicht die Spur von Grundsubstanz (i. e. nach unserer Auffassung Intercapsularsubstanz) findet.

In gleicher Weise, wie hier auf den an Stelle von Schleimknorpel neu entstandenen Knorpel eine periphere Lage grundsubstranzreichen Knorpels abgelagert wird, findet an anderen Stellen eine solche Ablagerung auf den schon vorhandenen, larvalen Hyalinknorpel statt.

b. Die Neubildung von Knorpelgewebe im straffen, fibrösen Bindegewebe geht nämlich stets vom Perichondrium der larvalen Knorpel aus.

So hat der caudale Abschnitt der Schädelkapsel, in welchem sie auf eine kurze Strecke zu einem vollständigen Schädeldach geschlossen erscheint, seine Wurzeln längs der oberen und inneren, einander zugekehrten Konvexitäten der Gehörblasen; im rostralen Abschnitte entstehen die seitlichen Schädelwände von den Trabekeln aus, eben so wie der Boden der Gehirnkapsel. Der intercraniale Abschnitt des vorderen Chordaendes wird dorsal und ventral von einer dünnen Knorpelplatte bedeckt, welche von den Parachordalia aus entsteht (Fig. 29 *SK*), so dass hier die Chorda streckenweise ringsum von Knorpel umschlossen erscheint. Eben so wird die Verbindung zwischen den Ohrblasen und den Parachordalia durch eine Knorpelbrücke verstärkt, die zwischen den genannten larvalen Skelettstücken, vom Perichondrium derselben aus entsteht. In gleicher Weise geht die Bildung der knorpeligen Herzbeutelplatte vom caudalen Rande der letzten Querstäbe (Fig. 4 *HS*) aus etc.

An allen diesen Stellen, wo neugebildeter Knorpel dem larvalen unmittelbar aufgelagert wird, ist die Grenze zwischen beiden sehr scharf markirt, indem der erstere durchwegs kleinzellig ist und direkt der oben beschriebenen oberflächlichen, breiten Grundsubstanzlage des Larvenknorpels aufsitzt (Fig. 29). Gelegentlich werden diese Anlagerungsstellen noch durch größere Spalten besonders deutlich hervorgehoben, in welchen die Grundsubstanzbildung unterblieben ist; sie erscheinen entweder von einer formlosen, in Hämatoxylin

[1] l. c. p. 367 ff.

stark färbbaren Masse oder von Bindegewebsfäserchen ausgefüllt. So erscheint, was bereits KAENSCHE[1] betont hat, die neu entstandene Knorpelschicht überall durch eine breite Schicht von Intercellularsubstanz von den Larvenknorpeln scharf geschieden (Fig. 29 *G*).

Als einer merkwürdigen Erscheinung muss ich hier noch des Umstandes Erwähnung thun, dass beim interstitiellen Wachsthum der neu entstandenen Knorpelstücke, sowie am Ende der Wachsthumsperiode der larvalen Knorpel im Skelette von Petromyzon die letzte Phase der Zellthätigkeit nicht mehr zu einer Zelltheilung, sondern nur zur Kerntheilung führt, so dass man dann nahezu sämmtliche Zellen in den mittleren Partien der Knorpelstücke zweikernig findet.

Diese Erscheinung ist bereits von mehreren Beobachtern, neuestens wieder von RAWITZ[2] mitgetheilt worden. Er hält die Unnachgiebigkeit der Knorpelkapsel für den Grund der unterbleibenden Zelltheilung und bezeichnet diesen Vorgang sonderbarerweise als »endogene Zellvermehrung«. Dass hier ganz andere Gründe vorliegen müssen, geht aus dem Umstande hervor, dass die Knorpelkapsel in der That nicht unnachgiebig ist, und dass solche Kerntheilungen ohne nachfolgende Zelltheilung regelmäßig auch in anderen, kapsellosen Zellen, wie z. B. in den Zirkelkopfzellen der Petromyzontenhaut, in Leberzellen, in den Pigmentzellen der Retina etc. beobachtet werden.

c. Was die Entstehung der oberen Bogenstücke im epi- und parachordalen Fettgewebe anlangt, so hat bekanntlich GEGENBAUR dieses Fettgewebe vor längerer Zeit als einen Binnenbestandtheil des skeletogenen Gewebes bezeichnet, weil er glaubte, dass dieses Gewebe durch eine Verdichtung der Intercellularsubstanz unmittelbar zu Knorpel werde[3]. GOETTE und SCHNEIDER haben das Irrthümliche dieser Anschauung nachgewiesen und hat besonders der Erstere[4] das »skeletogene Gewebe« einer eingehenden Kritik unterzogen. So richtig die aus derselben hervorgegangene Erkenntnis ist, dass jenes

---

[1] l. c. p. 232.

[2] Grundriss der Histologie. Berlin 1894. p. 60 ff.

[3] Über das Skelettgewebe der Cyclostomen. Jenaische Zeitschr. Bd. V. 1870. p. 48 ff.

[4] Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbelthiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XV. 1878. p. 315—341.

großblasige Gewebe zwischen Chorda und Rückenmark, sowie zwischen dem letzteren und der seitlichen Körpermuskulatur unmittelbar mit der Entstehung der Bogenstücke nichts zu thun hat und somit die Bezeichnung einer Skelettschicht nicht verdient, so ist andererseits GOETTE gewiss zu weit gegangen, wenn er dieses Gewebe gegenüber GEGENBAUR als ein einfaches netzförmiges Bindegewebe mit weiteren oder engeren, theils mit Flüssigkeit, theils mit Fetttröpfchen erfüllten Maschenräumen bezeichnet. Was GOETTE da für Lücken und »bloß mit Flüssigkeit gefüllte Maschenräume des Netzwerkes« hält, sind in der That Zellen, wofür sie GEGENBAUR erklärt hat, und zwar sind es Fettzellen, wie man sich durch die Untersuchung derselben im frischen Zustande, sowie an osmirten Präparaten überzeugen kann. Wenn aber GOETTE die Bogenstücke nur innerhalb der erweiterten Netzstränge oder der Intercellularsubstanz GEGENBAUR's entstehen lässt, ohne den von ihm für Lücken, von GEGENBAUR für großblasige Zellen gehaltenen Gebilden hierbei eine aktive Rolle zuzuschreiben, so befindet er sich wieder in Übereinstimmung mit SCHNEIDER; nach den Angaben des Letzteren betheiligen sich die Fettzellen an der Knorpelbildung nicht. Vielmehr tritt dort, wo die Bogenstücke sich bilden sollen, eine Wucherung der kleinen Zellen ein, welche zwischen den Fettzellen (also in den Netzbalken) und auf dem Perichondrium liegen. Zwischen den jungen Zellen entsteht die Knorpelsubstanz. Die Fettzellen werden entweder verdrängt, oder an den Rändern von dem Knorpel umwachsen[1]. Eine ähnliche Darstellung giebt auch BUJOR[2]; auch er lässt die Neurapophysen in dem netzförmigen Gewebe der epichordalen Seitenräume durch Wucherung von kleinen Zellen entstehen. In den ersten Stadien der Umwandlung verleiht die große Anzahl dieser neu erschienenen Kerne dem Gewebe einen embryonalen Charakter. An einzelnen dieser Zellen hat BUJOR auch ein dichteres und gelbliches Protoplasma und eine durch gegenseitigen Druck bedingte polyedrische Form beobachtet.

Aus diesen angeführten Darstellungen geht also mit Übereinstimmung hervor, dass GOETTE, SCHNEIDER und BUJOR die oberen Bogenstücke bei Petromyzon aus besonderen Zellen im perichordalen Bindegewebe, also im Gegensatz zur älteren Darstellung GEGENBAUR's aus einer besonderen Anlage entstehen lassen. Über die Herkunft

---

[1] l. c. p. 43.
[2] l. c. p. 13 ff.

dieser »jungen Zellen« von chondroblastischer Natur macht keiner der Autoren eine nähere Angabe.

Nach Beobachtungen an meinen Schnittserien durch die Schädel noch nicht vollkommen metamorphosirter Exemplare von Petromyzon Planeri vermag ich die oben angeführten Darstellungen dahin zu erweitern, dass sich der Ursprung jener »jungen Zellen«, welche den Knorpel bilden, genauer feststellen lässt.

Die folgende Schilderung betrifft die Entstehungsweise der ersten zwei, normalerweise verwachsenden Neurapophysenpaare des Petromyzon Planeri.

Zunächst muss hervorgehoben werden, dass die Entwicklung und Konsolidirung der oberen Bogenstücke in dorsoventraler Richtung fortschreitet, d. h. dass man die Spitzen derselben schon vollständig ausgebildet findet, wenn ihre basalen Abschnitte noch unfertig erscheinen.

An Querschnitten stellen diese Spitzen abgerundete, von einem Perichondrium ziemlich scharf begrenzte Knorpel dar, welche über das Rückenmark leicht divergirend in ein fibröses Septum der dorsalen Körpermuskulatur reichen (Fig. 32).

In weiter ventralwärts gelegenen Querschnittsebenen, wo die Knorpelstücke an die Seite des Medullarrohres oder der Chorda und in das Fettzellgewebe zwischen denselben und der seitlichen Körpermuskulatur zu liegen kommen, beginnen ihre Ränder unscharf zu werden, der perichondrale Überzug verliert sich, da und dort erscheint eine Fettzelle in den Rand des Knorpels halb oder ganz eingeschlossen, so dass der Zusammenhang der Knorpelzellen durch helle, große Lücken unterbrochen erscheint (Fig. 33).

Noch weiter ventralwärts drängen sich immer mehr Fettzellen zwischen die Knorpelzellen, so dass diese nur mehr netzförmige Balken und Straßen zwischen den großblasigen Zellen des epiaxialen Fettgewebes darstellen. Die Knorpelanlage wird diskontinuirlich, und außer deutlichen Knorpelzellen, die einzeln oder in kleineren Gruppen die Netzstränge des Fettgewebes bilden, treten nunmehr auch zahlreiche, ebenfalls vereinzelte oder zu Gruppen vereinigte protoplasmatische Zellen von charakteristischem Aussehen in diesen Netzbalken auf (Fig. 33 *Kb*). Sie sind durch einen kugeligen, intensiv und (an Präparaten aus MÜLLER'scher Flüssigkeit) homogen färbbaren Kern, einen ansehnlichen Zellleib aus dichtem Protoplasma und spindelförmige oder ovale Gestalt ausgezeichnet. Ihr Aussehen erinnert ganz an die Osteoblasten der höheren Wirbelthiere.

Diese Elemente sind die »jungen Zellen« der Autoren. Wo sie in Gruppen beisammen liegen, nehmen sie durch gegenseitigen Druck polyedrische Formen an und erscheinen dann ihre Grenzen ziemlich scharf als helle Linien.

Hier kann man auch alle Übergänge dieser Zellen zu echten, in Grundsubstanz eingeschlossenen Knorpelzellen sehen, so dass es keinem Zweifel unterliegt, dass diese Zellen den Knorpel bilden, somit Chondroblasten sind.

Noch weiter ventralwärts verlieren sich die Knorpelzellen vollkommen, dagegen nimmt die Zahl der Chondroblasten zu, welche nunmehr in dichteren Zügen und Gruppen in den Netzsträngen zwischen den Fettzellen eingestreut erscheinen (Fig. 34). Sie bilden hier, zwischen Chorda und fibrösem Gewebe eine ungemein dichtzellige Anlage, die von Bindegewebszügen, Gefäßen und spärlicher gewordenen Fettzellen durchsetzt erscheint und in ihrer Abgrenzung bereits die Form des zukünftigen Knorpelstückes erkennen lässt. Gelangt man endlich an die parachordalen Längsstäbe, d. h. an jene Stelle, wo die dorsalen Enden der ersten Querstäbe des Kiemenkorbes sich rostralwärts umbiegen, um in dichter Anlagerung an die Chorda zur Verbindung mit den Parachordalia des Schädels nach vorn zu ziehen, so findet man hier das Perichondrium dieser Knorpel auffallend verdickt und aufgelockert durch zahllose eingelagerte Chondroblasten, von demselben Aussehen, wie sie höher oben an der Bildung der Neurapophysen betheiligt getroffen wurden (Fig. 35 *P*).

Man gewinnt an Frontal- wie an Querschnitten den Eindruck, dass diese Chondroblasten von hier, der Stätte ihrer Bildung, in dichtem Zuge auswandern und an der Außenfläche der Chorda entlang nach aufwärts ziehen zwischen die großblasigen Fettzellen, wo sie dann ihre Umwandlung in Knorpelzellen durch Produktion von Grundsubstanz erfahren.

Der Umstand, dass der Knorpel der Neuralbögen an der Spitze bereits fertig erscheint, während er gegen die Basis zu in diese Züge von Chondroblasten übergeht, weiter die Thatsache, dass die Zahl der Chondroblasten gegen das Perichondrium der parachordalen Knorpelstäbe stetig zunimmt, und dass endlich die Zellen des stark gewucherten Perichondriums vollkommene Übereinstimmung mit den Chondroblasten zwischen den Fettzellen zeigen, Alles dies zusammengenommen lässt es kaum zweifelhaft erscheinen, dass die Bildungszellen der Neurapophysen vom Perichondrium der para- beziehungsweise hypochordalen Kiemenstäbe abstammen.

So ist die Anlage der Neuralbogen zunächst eine diskontinuirliche, indem die einzelnen, zwischen den Fettzellen verstreuten Chondroblasten oder Gruppen derselben Grundsubstanz erzeugen. Die von der einzelnen Zelle erzeugte Grundsubstanz muss als Zellkapsel erscheinen und konnte so der Eindruck entstehen, als ob um einzelne Zellen des epiaxialen Fettgewebes sich die Grundsubstanz verdichte und dieses Gewebe eine Metaplasie zu Knorpel erfahre (Fig. 35 *K*). Wo die Chrondroblasten in Gruppen beisammen liegen, sieht man wieder, dass sie zunächst zwischen sich eine zusammenhängende Kittmasse absondern, innerhalb welcher die weiter abgelagerte Grundsubstanz als Kapsel erkenntlich ist. Es liegen hier aber nur in hochgradig gesteigertem Maße dieselben Verhältnisse vor, wie wir sie oben (p. 631) bei der Verbindung der parachordalen Längsstäbe des Kiemenkorbes mit der Chorda des Ammocoetes beschrieben haben.

Indem die Zuwanderung von Chondroblasten und ihre Vermehrung an Ort und Stelle fortdauert, vereinigen sich allmählich die getrennten Knorpelinseln zu geschlossenen Anlagen, in welchen jedoch noch immer großblasige Fettzellen wie Fremdkörper eingeschlossen erscheinen, und welche an ihren Rändern noch ohne scharfe Abgrenzung übergehen in das umliegende Fettgewebe.

Mit fortschreitender Ausdehnung dieser Knorpelanlagen jedoch werden einerseits die eingeschlossenen Fettzellen zusammengedrückt und aufgelöst, andererseits verdichtet sich das umliegende Gewebe zu einem perichondralen Überzug.

Diese ganze Darstellung steht und fällt mit dem Nachweise der Wanderungsfähigkeit der Chondroblasten.

Im Allgemeinen ist dieser Nachweis wohl als erbracht anzusehen, besonders durch die Vorgänge bei der Knorpelbildung in den Chordascheiden der Selachier.

Aber auch in unserem besonderen Falle konnte ich mich durch einen zufälligen Befund überzeugen, dass diese Chondroblasten in der That aktiv wandernde Elemente sind.

Gerade an der Stelle, wo die Wucherung der Chondroblasten im Perichondrium beschrieben wurde, also dort, wo sich die parachordalen Längsstäbe mit den Schädelparachordalia vereinigen und mit der Elastica externa chordae fest verbunden sind, fand ich bei einem der untersuchten Exemplare von Petromyzon eine Gruppe von Chondroblasten in die Faserscheide der Chorda eingewuchert (Fig. 36). Die Fasern erschienen an dieser Stelle, knapp unter der Elastica

externa aus einander gedrängt und theilweise hatten die eingewanderten Zellen bereits hyaline Grundsubstanz um und zwischen sich erzeugt.

Da die Faserscheide der Cyclostomenchorda normalerweise zellenlos ist, wie erst kürzlich wieder v. EBNER[1] durch eingehende Untersuchungen nachgewiesen hat, so beweist dieser zufällige Befund, der in der regelmäßigen Verknorpelung der Selachierchordascheide sein Analogon hat, zweifellos die postulirte Wanderungsfähigkeit der Chondroblasten bei Petromyzon.

Wien, im März 1896.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXVII.

Fig. 1. Vorderende eines in MÜLLER'scher Flüssigkeit gehärteten, 15 cm langen Ammocoetes von der Seite gesehen. Natürliche Größe.

Fig. 2. Dasselbe mit freipräparirtem Kiemenskelett von der ventralen Fläche gesehen. Etwas über 3½mal vergrößert. *A*, von den Tentakeln geschlossener Mundeingang; *B*, Boden der Mundrachenhöhle aus Schleimknorpel bestehend, der direkt übergeht in die Schilddrüsenplatte *Thr*. *II*—*VII*, zweiter bis siebenter Kiemensack, beziehungsweise Muskeln desselben; *1*—*7*, erster bis siebenter Knorpelquerstab; *VLS*, ventraler Knorpellängsstab; VLS_5—VLS_7, mediale Vereinigung desselben mit dem der Gegenseite unter dem fünften bis siebenten Kiemensack.

Fig. 3. Dasselbe Präparat in der Seitenansicht; die ventrale Körpermuskulatur entfernt. *VS*, Knorpelschlinge des ersten Querstabes um die erste Kiemenöffnung; *HS*, Knorpelschlinge des siebenten Querstabes um die siebente Kiemenöffnung; *HLS*, Bogen des hypotremalen Längsstabes. Die übrigen Bezeichnungen wie bei Fig. 2.

Fig. 4. Dasselbe Objekt nach Entfernung der ventralen und dorsalen Körpermuskulatur der rechten Seite mit vollkommen freigelegtem Kiemenskelett. *A*, Achsenrohr, Chorda und Rückenmark umhüllend; *SLS*, subchordaler Längsstab. Unterbrechung desselben über dem zweiten Kiemensacke zwischen *SLS* und *SLS'*. *ELS*, Bogen des epitremalen Längsstabes. *1*, *4*, *5* und *6*, die bogenförmigen Verbindungsstücke zwischen dorsaler und ventraler Hälfte des Kiemenkorbes, welche den mittleren Theil der Querstäbe darstellen. *O*, knorpelige Ohrblase; *V*, caudaler Rand der schleimknorpeligen Mundrachenhöhlenplatte.

[1] Über den feineren Bau der Chorda dorsalis der Cyclostomen. Sitzungsber. der k. Akad. der Wiss. in Wien. Bd. CIV. Abth. III. Januar 1895. p. 7.

Fig. 5. Die Vereinigung der ventralen Längsstäbe eines 9 cm langen Ammocoetes caudal von der Thyreoidea. Vergr. 125.

Fig. 6. Dorsale Hälfte eines Querschnittes durch den Schädel eines 14 cm langen Ammocoetes (Alkoholhärtung) im Bereiche des zweiten Kiemensackes. *SLS*, die zu einer Spange vereinigten subchordalen Längsstäbe; Q_2, zweiter Querstab; *A*, Aorta; *J*, Jugularis; *Ch*, Chorda; *R*, Rückenmark; *DKK*, dorsale Kiemenkante. Vergr. 25.

Fig. 7. Knorpel der Ohrblase eines 9 cm langen Ammocoetes; Flächenschnitt. Pikrinsublimat, Hämalaun-Eosin. Bei *i* interkapsuläre Kittsubstanz. Bei *a*, *b*, *c*, *d* in Bildung begriffene Grundsubstanzbalken in verschiedenen Stadien. Vergr. 575.

Fig. 8. Frischer Ohrkapselknorpel eines 9,1 cm langen Ammocoetes in Wasser macerirt und zerzupft. Bei *R* Rissrand, an welchem sich die Knorpelkapseln in den interkapsulären Kittflächen losgelöst haben. Dieselbe Vergr.

Fig. 9. Dasselbe Objekt. Bei *a* eine Knorpelzelle sammt Kapselsubstanz ausgefallen.

Fig. 10. Drei auf einander folgende Stadien der Scheidewandbildung zwischen getheilten Knorpelzellen schematisch zusammengestellt. *a* zeigt die Färbungsverhältnisse der Grundsubstanz nach Anwendung von Eosin (vgl. Text p. 621). Roth gefärbt erscheint die Kapsel *K* und die primäre Kittsubstanz *p*. Farblos die ältere von der Zelle abgelagerte Grundsubstanz *g*. Bei *b* Auftreten der färbbaren Scheidewand *s*; bei *c* Verdickung und Differenzirung derselben (*s'*).

Fig. 11. Rostrale Randpartie der Vereinigung der Schädelbalken im sagittalen Durchschnitt. Ammocoetes 4,9 cm lang. Celluläre Apposition des neuen Knorpels *K,*. *K*, ältere Knorpelzone mit reichlicher Grundsubstanz; *i*, erste Spuren der primären Kittsubstanz; *KZ*, Knorpelzellen; *P*, Perichondrium. Vergrößerung 575.

Fig. 12. Ventrale Oberfläche eines Schädelbalkens im sagittalen Längsschnitt. Objekt und Vergrößerung wie in der vorigen Figur. *P*, Perichondrium; *P'*, verknorpelter Faserzug des Perichondriums, welcher in die primäre Kittubstanz (prochondrale Grundsubstanz) aufgenommen wird; *KZ*, vergrößerte Zellen des Perichondriums (Chondroblasten), die zu Knorpelzellen werden.

Fig. 13. Partie von der äußeren Oberfläche eines Querschnittes durch die knorpelige Ohrkapsel. Ammocoetes 14 cm lang, Alkoholhärtung, Freihandschnitt, Eosinfärbung (vgl. Text p. 621). *ZT*, halbkugelig vorspringende Zellterritorien; *pK*, primäre Kittsubstanz, welche die Zwickel zwischen den halbkugeligen Vorsprüngen ausfüllt, bei *o* in dünner Schicht die Oberfläche überzieht, bei *z'* zwei eingeschlossene Chondroblasten enthält; *z*, Knorpelzelle, *k*, färbbare Kapsel; *g*, ungefärbte, sekundäre Grundsubstanz; *i*, Rest der primären Kittsubstanz zwischen den Zellterritorien. Vergr. 575.

Fig. 14. Durchschnitt durch den Kiemenknorpel eines 9 cm langen Ammocoetes (Objekt und Behandlung wie bei Fig. 7). *P*, Perichondrium. Bei *Z* jugendliche Knorpelzellen.

Fig. 15. Frischer Schleimknorpel aus der Schilddrüsenplatte eines 9,3 cm langen Ammocoetes in $^3/_4$%iger Kochsalzlösung untersucht. *P*, Perichondrium.

Tafel XXVIII.

Fig. 16. Querschnitt durch den Schleimknorpel der Schilddrüsenplatte eines 9,3 cm langen Ammocoetes. Osmium-Bichromat nach Cajal. Hämalaun-

Eosin. *P*, Perichondrium der dorsalen, *P'*, der ventralen Fläche. Bei *B* in das Perichondrium austretende Faserbündel des Schleimknorpels. Vergr. 334.

Fig. 17 *A* und *B*. Isolirte Faserplatten mit aufsitzenden Zellen aus dem Schleimknorpel eines ausgewachsenen Ammocoetes. MÜLLER's Flüssigkeit. Bei *A* Anastomosen der Zellen *Z* und *Z'*.

Fig. 18. Eine isolirte, zellfreie Faserplatte. Dasselbe Objekt.

Fig. 19. Eine verzweigte Zelle aus dem Schleimknorpel eines erwachsenen Ammocoetes mit Fibrillendifferenzirung an ihrer Oberfläche. Härtung in MÜLLER's Flüssigkeit. Färbung mit Congoroth.

Fig. 20. Oberflächliche Partie eines Querschnittes durch die Deckplatte (Ethmoid) von Petromyzon mar. Alkohol, Freihandschnitt. Eosin. *A*, grundsubstanzreiche, kleinzellige Oberflächenzone; *B*, großblasiger Knorpel der Mitte; *ZT*, Zellterritorium. Die übrigen Bezeichnungen und Vergrößerungen wie in Fig. 13.

Fig. 21—26. Frontalschnitte durch den Schädel eines 9 cm langen Ammocoetes in ventro-dorsaler Reihenfolge. Kiemenknorpel dunkelblau, Schleimknorpel lichtblau, Schädelknorpel roth. Vergr. $10^1/_2$.

Fig. 21. Der ventralste Schnitt, durch den Boden der Mundrachenhöhle und die Thyroidea gehend. *Thd*, Thyroidea, *V*, Velum; *Schp*, Schilddrüsenplatte; *MRp*, Mundrachenhöhlenplatte; *VKK*, Schleimknorpel in der ventralen Kiemenkante; *VL*, ventraler Längsstab in den ersten Querstab aufsteigend. Bei * Ansatz der Mundrachenhöhlenplatte an denselben.

Fig. 22. (27 Schnitte = 0,54 mm weiter dorsal.) *OL*, Oberlippe; *V*, Velum; *VK*, Schleimknorpel in der Wurzel desselben; *PsBR*, Pseudobranchialrinne; *I.*, *II.*, *III.*, erster bis dritter Kiemensack; *HR*, verdickte Partie der Mundrachenhöhlenplatte, welche weiter dorsad zum freien, hinteren Rande derselben wird und zugleich die vordere Grenze des ersten Kiemensackes bildet; bei * Ansatz der Mundrachenhöhlenplatte an den ersten Querstab Q_1; Q_2, zweiter Querstab; *F*, schleimknorpeliger Fortsatz; *ULK*, Schleimknorpel der Unterlippe zu beiden Seiten des medianen Tentakels; bei *ULK'* im Zusammenhang mit dem vorderen Rande der Mundrachenhöhlenplatte.

Fig. 23. (52 Schnitte = 1,04 mm in vertikaler Distanz weiter dorsad als Fig. 21.) *ULK*, dorsale Fortsetzung des Unterlippenknorpels; *VK*, Abzweigung der Schleimknorpelplatte für die Wurzel des Velums von der Mundrachenhöhlenplatte; *VK'*, Schleimknorpel im Knie des Velums; *RQ*, rudimentärer Knorpelquerstab im verdickten caudalen Rande der Mundrachenhöhlenplatte; *PsBR*, Pseudobranchialrinne; Q_1, Q_2, erster und zweiter Querstab; *F*, Schleimknorpelfortsatz am ventralen Knie des zweiten Querstabes.

Fig. 24. (77 Schnitte = 1,54 mm weiter dorsad als Fig. 21.) *RO*, Riechorgan; *NK*, knorpelige Nasenkapsel; *SNP*, Schleimknorpel der Schädelnasenplatte; *T*, Schädelbalken; *G*, Gehirn; *SchK*, häutige Schädelkapsel; *HRS*, sagittale Lamelle des caudalen Randes der Mundrachenhöhlenplatte; *HRT*, transversale Lamelle; *HLS*, hypotremaler Längsstab. Die übrigen Bezeichnungen wie bei Fig. 21.

Fig. 25. (88 Schnitte = 1,76 mm weiter dorsad als Fig. 21.) *OLF*, Nervus olfactorius; *Ch*, Chorda zwischen den Parachordalia; *QF*, Ende des Querfortsatzes der Parachordalia; *OK*, knorpelige Ohrkapsel; *DKK*, dorsale Kiemenkante; *ELS*, epitremaler Längsstab. Die übrigen Bezeichnungen wie oben.

Fig. 26. (110 Schnitte weiter dorsad = 2,2 mm vertikal über Fig. 21.) Bei

B Verbindung des parachordalen Längsstabes, der die direkte Fortsetzung des ersten Querstabes ist mit den Schädelparachordalia; *V*, Vorknorpel.

Fig. 27. Querschnitt durch die Verbindungsstelle des dorsalen Endes eines Kiemenquerstabes (*Q* + *SLS*) mit der Chorda *Ch*. 14,5 cm langer Ammocoetes. Die Oberfläche des Knorpelstabes erscheint durch eine breitere Grundsubstanzlage scharf abgegrenzt und durch ein Perichondrium *P* mit spärlichen und kleinen Zellen mit der Elastica chordae *E* verbunden. *S*, bindegewebige Chordascheide; *F*, epiaxiales Fettgewebe; *J*, Vena jugularis; *Mc*, Musc. constrictor; *K*, Kiemen; *DKK*, dorsale Kiemenkante; *A*, Aorta. Vergr. 125.

Fig. 28. Ein analoger Querschnitt in der Mitte zwischen den subchordalen Ansatzstellen zweier Querstäbe. *SLS*, subchordaler Längsstab. Objekt, Bezeichnung und Vergrößerung wie in der vorigen Figur.

Tafel XXIX.

Fig. 29. Partie aus einem Querschnitt durch den intracranialen Theil der Chorda eines 15,5 cm langen Petromyzon Planeri, dessen Metamorphose noch nicht vollendet ist. Anbildung neuen Knorpels (*SK*) vom Perichondrium (*P*) des Larvenknorpels (*LK*) aus. *G*, breite Grundsubstanzlage als Grenze zwischen beiden Knorpeln; *Ch*, Chorda; *S*, Scheide; *E*, Elastica derselben. Vergr. 280.

Fig. 30. Verbindung des ersten rechten Querstabes mit der Chorda an der Stelle, wo er in den parachordalen Längsstab umzubiegen beginnt. Querschnitt. Ammocoetes 15 cm lang. Einzelne Zellen des Perichondriums sind größer geworden und stellen Chondroblasten dar, *Kb*, die theilweise im Anschluss an die Oberflächenzone des Knorpelstabes (Q_1) Grundsubstanz erzeugen (*K*). Hier stoßen sie zusammen mit den Fettzellen (*F*) des epaxialen Fettgewebes. Die übrige Bezeichnung und Vergrößerung wie bei Fig. 27.

Fig. 31. Ein analoger Querschnitt etwas weiter rostrad. Die Verbindung des parachordalen Längsstabes (*PLS*) mit der Elastica chordae (*E*), die im Präparate etwas umgelegt und daher theilweise von der Fläche gesehen erscheint, ist eine knorpelige geworden, indem sich das gesammte Perichondrium in Knorpel umgewandelt hat (*K*).

Fig. 32—35. Vier, in dorsoventraler Reihenfolge auf einander folgende Querschnitte durch die Anlage des ersten Neurapophysenstückes einer Seite. Dieselben sollen die Entstehung des Knorpelgewebes im epiaxialen Fettgegewebe zeigen. Aus der Frontalschnittserie eines Petromyzon Planeri gegen das Ende der Metamorphose. Vergr. 100.

Fig. 32. Dorsalster Schnitt. Die Neurapophyse erscheint als geschlossener Knorpel mit Perichondrium und oberflächlicher grundsubstanzreicher Zone. *F*, eine einzelne Fettzelle; *Kb*, Chondroblasten.

Fig. 33. 0,2 mm weiter ventrad. Die knorpelige Anlage erscheint verstreut im Fettgewebe, ohne scharfe Grenze. Neben geschlossenen Knorpelzellgruppen (*K*) vereinzelte Inseln von solchen und zahlreiche Chondroblasten (*Kb*) zwischen den Fettzellen und Bindegewebssträngen. Vielfach erscheinen Fettzellen in die Knorpelanlage eingeschlossen.

Fig. 34. 0,14 mm weiter ventrad. Die gesammte Anlage des Knorpels besteht aus dicht gedrängten Chondroblasten (*Kb*), welche das Fettgewebe (*F*) nahezu ganz verdrängt haben. *B*, Bindegewebsbündel.

Fig. 35. 0,06 mm unter dem vorigen Schnitt. Es erscheint die Umbiegungsstelle des dorsalen Endes des ersten Querstabes in den parachordalen Längsstab getroffen (*PLS*). Ähnliche Verhältnisse, wie in Fig. 30. Jedoch erscheinen die zelligen Elemente des Perichondriums (*P*) ungemein gewuchert und erfüllen als Chondroblasten den Raum zwischen Elastica chordae und Knorpel, theils bilden sie bereits eine knorpelige Verbindung (*K*) zwischen letzteren. Die Fettzellen (*F*) spärlich geworden.

Fig. 36. In die bindegewebige Chordascheide eingewucherte Chondroblasten, welche hier einen kleinen, durch vier Schnitte sichtbaren Knorpelkern (*K*) bilden. Aus einer Schnittebene, die 0,22 mm tiefer liegt als Fig. 35. *i*, innere, *au*, äußere, von der Elastica bedeckte Oberfläche der Scheide. Vergr. 200.

Die postembryonale Entwicklung der Ausführungsgänge und der Nebendrüsen beim weiblichen Geschlechtsapparat von Bombyx mori.

Von

E. Verson und E. Bisson.

(Padua.)

Mit Tafel XXX—XXXII und einer Figur im Text.

In einer kürzlich erschienenen Arbeit über die Entwicklung der Ausführungsgänge und der Nebendrüsen beim männlichen Geschlechtsapparat von Bombyx mori[1], haben wir schon Gelegenheit gehabt die wenigen Autoren aufzuzählen, welche sich mit diesem Kapitel der Evolutionsgeschichte überhaupt beschäftigt haben. Und mit diesem Hinweise soll auch in der vorliegenden Schrift, die sich speciell mit dem weiblichen Geschlechtsapparat befasst, der Mangel an weitläufigen Litteraturangaben im Voraus gerechtfertigt werden.

In der That, wenn wir von den bekannten Sätzen absehen, welche Nusbaum schon im Jahre 1882 aufgestellt hat[2], finden sich erfolgreiche Bearbeitungen dieses Themas, mit besonderer Berücksichtigung des weiblichen Geschlechtes, nur bei Wheeler[3] und bei Hatchett Jackson[4] vor.

Die Untersuchungen Wheeler's beschränken sich zwar ausschließlich auf die embryonalen Phasen der weiblichen Ausführungsgänge, und lassen daher alle jene wesentlichen Evolutionen, welche

[1] Diese Zeitschr. Bd. LXI, 2. Heft.

[2] Zur Entwicklungsgeschichte der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insekten. Zool. Anz. V. Jahrg. 1882.

[3] Contribution to Insect Embryology. Journal of Morphology. VIII. Boston 1893.

[4] Studies in the Morphology of the Lepidoptera. Linnean Society of London 2de Serie. Zoolog. V, 4. 1890.

der ganze Geschlechtsapparat viel später zu durchlaufen hat, vollständig bei Seite. Nichtsdestoweniger haben dieselben — unbeschadet ihrer Wichtigkeit vom phylogenetischen Standpunkte aus — auch für unsere Zwecke unschätzbaren Werth, indem nur sie die Zurückführung der einzelnen morphologischen Entfaltungen auf ihre eigentliche Bedeutung ermöglichen können. Nach WHEELER ist die erste Anlage der weiblichen Ausführungsgänge, der Oviducte, ebenfalls in einem Cölomsäckchen zu suchen. Aber während beim männlichen Geschlechte die sogenannten Terminalampullen des Samenstranges dem Cölomsäckchen des zehnten Abdominalsegmentes angehören, entstehen die Terminalampullen des weiblichen Embryos aus dem siebenten Segmente, und die entsprechenden Bildungen des zehnten gehen allmählich ein. Zur Zeit, als der Embryo dem Ausschlüpfen nahe ist, befinden sich die Terminalampullen der weiblichen Genitalstränge neben dem hinteren Rande des siebenten Segmentes, senkrecht zur Längsachse des Körpers gelagert. Sie sind etwas schmäler und länglicher als jene des Männchens und rücken allmählich von den Seiten bis zur Medianlinie vor. Zur gegenseitigen Berührung gelangen sie jedoch erst nach vollendeter Embryonalperiode. Da fließen sie in einander über und öffnen gleichzeitig ihre gemeinsame Höhlung in die breite Scheide, welche unterdessen als einfache Hauteinstülpung aus der Grenzmembran zwischen siebentem und achtem Segmente ihnen entgegengewachsen ist. Dieser Darstellung zufolge nimmt WHEELER, der Meinung NUSBAUM's entgegen, an, dass auch der Uterus (aus der Konfluenz der zwei Terminalampullen hervorgegangen? . . .) mesodermalen Ursprungs sei; dem Ektoderm entstamme dagegen einzig und allein die Vagina, welche bei allen Insekten — nur die Ephemeriden ausgenommen — als mediane und unpaare Bildung auftrete.

Auf der anderen Seite hat sich HATCHETT JACKSON in seinen interessanten Studien über Morphologie der Lepidopteren angelegentlichst mit späteren Entwicklungsstadien des weiblichen Ausführungsapparates beschäftigt. Aber leider bleibt die ganze Larvenperiode als unerforschte Lücke offen. Denn während WHEELER ausschließlich die Embryonalzeit berücksichtigt, haben die Untersuchungen JACKSON's nur die völlig ausgewachsene, zur Verpuppung reife Raupe der Vanessa Io zum Ausgangspunkte.

Bei dieser letzteren findet JACKSON die weiblichen Genitalstränge am hinteren Rande des siebenten Abdominalsegmentes befestigt, nahe der Medianlinie, aber durch einen kurzen Zwischenraum von

einander getrennt. Im achten Abdominalsegmente, und zwar in der hinteren Hälfte desselben, befindet sich ohne irgend einen erkennbaren Zusammenhang mit den Genitalsträngen ein rundliches, durch eine mediane Furche in zwei ovale Hälften getheiltes Körperchen (die HEROLD'sche Masse). Und im neunten Bauchsegmente, aber in dessen vorderen Hälfte, folgt ein noch größeres, eben so bilateral angelegtes Körperchen, welches von den vorher beschriebenen Bildungen nicht minder unabhängig erscheint. Im Querschnitte ergeben sich diese zwei Körperchen als flache, bläschenartige Hauteinstülpungen mit weiter Mündung. Das erstere derselben wächst vorwiegend in der Längenrichtung, und bildet vorn die Begattungstasche — hinten den Samenbehälter. Das zweite Körperchen, im neunten Bauchsegmente gelegen, verwendet die dorsale Portion seiner zwei symmetrischen Hälften zum Ausbaue der eigentlichen sebaceous glands (Kittdrüsen) sowie ihres Ausführungsganges, während ihr ventraler (basaler) Antheil sich zum äußersten Ende des gemeinsamen Oviductes verwandelt[1]. Was schließlich den gemeinschaftlichen Eileiter selbst anbelangt, so unterscheidet JACKSON an demselben drei Portionen: 1) eine vordere, in der Zeitfolge die erstvollendete, welche zum Theil aus der Vereinigung zweier Hautfalten, zum Theil als solider, sich nachträglich aushöhlender Hautwulst entstehen soll; eine mittlere, aus zwei Falten sich heranbildend, welche auf der einen und auf der anderen Seite des vorderen bläschenartigen Körperchens auftreten; eine hintere, die sich auch am spätesten verschließt, und aus einer tiefen Hautfurche hervorgeht, welche sich mit dem Basaltheil des hinteren bläschenförmigen Körperchens verbindet. Die vordere Öffnung des Eileiters, zuletzt nur in die Begattungstasche führend, gehört zur medianen Portion desselben; die hintere Öffnung, d. h. die eigentliche Mündung des Eileiters, verbleibt als solche, sobald der basale Theil des hinteren bläschenförmigen Körperchens sich verschließt.

Auf die zahlreichen Einzelheiten, welche die Ableitung dieser Hauptresultate begleiten, werden wir im Laufe der folgenden Darstellung Gelegenheit haben des Näheren einzugehen.

---

[1] »The two sebaceous glands of the imago, their vesicles and common duct leading to the azygos oviduct, are derived from the median dorsal portion of the paired posterior vesicles invaginated from the hypodermis of the ninth sternal region, whilst the common or basal ventral portion of the same vesicles becomes the extreme posterior end of the azygos oviduct« (p. 169).

I.

Eine kurze Erinnerung an den Bau des Ausführungsapparates, wie er sich bei den weiblichen Fortpflanzungsorganen vom geschlechtsreifen Bombyx mori ergiebt, wird sicherlich dazu beitragen, das Verständnis der einleitenden Evolutionsphasen zu erleichtern. Die Eiröhren (*to* in Fig. 20, Taf. XXXII), zu je vier auf jeder Seite vermittels ihrer Endfäden am dorsalen Integumente angeheftet, vereinigen sich am entgegengesetzten Ende zu einem ganz kurzen, paarigen Eileiter (*ovd*), und von diesen zwei Eileitern geht der gemeinschaftliche Eigang ab, welcher an der Spitze der terminalen Bauchpapille, neben und mit dem Darmrohre, nach außen mündet. Der unterste Theil des Eiganges, die Scheide *vg*, zeichnet sich durch die besondere Stärke seiner Wandmuskulatur aus, und empfängt dorsalwärts den Ausführungsgang der zwei Kittdrüsen, die von demselben rechts und links abbiegen, um sich zunächst schlauchartig zu erweitern (Sammelblasen), und darauf durch reiche Verästelung in secernirende Tubuli (*gm*) zu zerfallen. Der oberste Theil des Eiganges, gewissermaßen der Uterus (*ut*), gleicht in seinem Aussehen eher den zwei Eileitern *ovd*, in welche er sich unmittelbar theilt. Genau an der Grenze zwischen Uterus und Vagina münden nun das Samenkanälchen und das Receptaculum seminis ein. Ersteres stammt vom verschmälerten Halstheil der Begattungstasche (*b.c*) her; letzteres (*r.s*) trägt am kurzen Stiele eine ansehnliche Anschwellung mit endständigen Drüsenröhrchen. Beide hängen mit der dorsalen Wand des Eiganges zusammen. Aber das Receptaculum seminis tritt rechts ein, der Canaliculus seminalis links, — wenn man sich den Schmetterling eben so gelagert vorstellt wie den Beobachter. Und die betreffenden Mündungsstellen sind durch besondere Vorwölbungen markirt, die an einander stoßen und eine rinnenartige Übergangsfurche vom Hauptkanale gewissermaßen abscheiden (vgl. auch Fig. 15). Die Genitalöffnungen selbst sind bei Lepidopteren doppelt: eine vordere, in die Begattungstasche führend, durchbricht das Integument des achten Segmentes nahe seinem hinteren Rande; die Mündung des Eiganges befindet sich weiter zurück, am letzten Bauchsegmente.

Von all den aufgezählten Bildungen sind an der frisch ausgeschlüpften Raupe (2—3 mm Körperlänge) nur die Ovarien leicht zu erkennen, welche in einer festen bindegewebigen Kapsel je vier zusammengewundene Eiröhren bergen, und im fünften Bauchsegmente

zu beiden Seiten des Herzens auf dem Darmrohre sitzen. Der hintere Genitalstrang geht in bekannter Weise von jedem Eierstocke aus. Bei seiner Konsolidirung aus den embryonalen Zellenstreifen der splanchnischen Mesodermschicht ist er aber in solchem Maße eingeschrumpft, dass seine ununterbrochene Verfolgung bis zum entgegengesetzten Ende, uns wenigstens, nicht gelungen ist. Andererseits erscheint die Körperhaut in dieser ersten Larvenperiode so reichlich pigmentirt und dicht behaart, dass etwaige Verdickungen der Hypodermis an kleinen umschriebenen Stellen der letzten Bauchsegmente sich der Untersuchung auch bei starker Vergrößerung gänzlich entziehen müssen. Und so bleibt uns nur die Verzeichnung eines negativen Resultates übrig, mit welchem wir jedoch nicht im entferntesten die völlige Abwesenheit von besonderen Keimen für diese bestimmte Entwicklungsperiode behaupten wollen.

Erst um die Zeit der zweiten Larvenhäutung (8—10 mm Körperlänge) werden die allgemeinen Verhältnisse zu einer gründlichen Untersuchung von anatomischen Präparaten sowie von mikroskopischen Schnitten geeignet. Und der Erfolg belohnt die Mühe.

Was zunächst den hinteren Genitalstrang betrifft, so lässt sich jetzt mit voller Bestimmtheit feststellen, dass derselbe beim Weibchen, auf ähnliche Weise wie beim männlichen Thiere, nach außen und nach unten verläuft. Am achten (vorletzten) Stigma angelangt, wechselt er aber seine Richtung: und statt in das nächste Segment geradlinig vorzudringen, schwingt er sich um einen dorsalen Ast dieses Luftloches, biegt quer gegen die Medianlinie, beschreibt dann eine zweite, etwas flachere Krümmung nach hinten, und befestigt sich schließlich an der Hautfalte zwischen siebentem und achtem Bauchsegment neben der gleichnamigen Bildung der anderen Seite, aber durch einen kurzen Zwischenraum von derselben getrennt. Auch seine Struktur erscheint um diese Zeit nicht wesentlich verschieden von jener des männlichen Genitalstranges. Fast im ganzen Verlaufe anscheinend solid, im Querschnitte etwas elliptisch, besteht er aus einer gleichförmigen plasmatischen Masse mit eingestreuten länglichen Kernen, von welcher sich ziemlich früh eine deutliche Grenzmembran abhebt. Sein vorderes Ende ist verdickt und legt sich an die vier rudimentären Eiröhren an, die von ihm strahlig auszugehen scheinen. Dagegen ist am hinteren Ende des weiblichen Genitalstranges vor der Hand nichts zu erblicken, was einigermaßen den Terminalampullen des männlichen Geschlechtes gleichen könnte. Die Stärke des Fadens bleibt ganz unverändert bis zum Punkte, wo

er in die Zwischensubstanz der Hypodermiszellen aufgeht, und selbst sein äußerster Ansatz erscheint kaum merklich verbreitert.

Von ganz besonderer Wichtigkeit für unsere Zwecke ist aber jedenfalls die Thatsache, dass jetzt an den letzten Bauchsegmenten der Larve zwei Paare ektodermaler Keimscheiben deutlich erkennbar werden, aus welchen sich die Anhangsorgane des weiblichen Geschlechtsapparates allmählich heranbilden.

Diese Keimscheiben sind für Lepidopteren noch nicht beschrieben worden, und ist es geboten, vor Allem ihren Sitz in nicht missdeutbarer Weise festzustellen.

Zum Unterschied von der älteren Auffassung, nach welcher am Hinterleibe der Raupen nur neun Segmente vorhanden sein sollten, nimmt man heute auf Grundlage embryonaler Befunde (GRABER, KOWALEVSKY, HEIDER, TICHOMIROFF, CHOLODKOWSKY u. A. m.) wohl allgemein an, dass die typische Anzahl derselben zehn betrage; — unter Voraussetzung, dass das vorletzte derselben seinerseits aus der Verschmelzung zweier Somite hervorgegangen sei[1]. PACKARD[2] hat diese Zahl von zehn Segmenten am Hinterleibe erwachsener Raupen unmittelbar demonstrirt. Und es ist nicht schwer dieselben Verhältnisse auch bei der Larve des Seidenspinners wiederzufinden. Ein Blick auf die Fig. 4, welche einer spinnreifen Raupe entnommen ist, und die rechte ventrale Hälfte ihres hinteren Körperabschnittes, von innen gesehen, wiedergiebt —, belehrt sogleich, dass das achte Bauchsegment (*8.sg*) in Ausdehnung und Muskelvertheilung mit den vorhergehenden Somiten völlig übereinstimmt. Dagegen erscheint das neunte Segment, durch eine fast quere Hautfalte (*pl.intersg*) nach oben und durch einen gekrümmten Falz nach innen scharf begrenzt, so weit seitlich verdrängt, dass seine zwei Hälften in der Mittellinie (*l.m.v*) kaum noch durch einen schmalen Hautstreifen zur Berührung gelangen. Der Druck, welcher von hinten die seitliche Verschiebung bewirkte, äußert sich noch in der geneigten Lage, welche die Muskelbündel dieses Somites beim medianen Auseinanderweichen angenommen haben, derart, dass in den so geschaffenen Zwischenraum der vordere Theil des zehnten Segmentes sich keilförmig einschiebt und seine Längsmuskeln sich zum Levator ani (*lev.a*) zusammendrängen, wobei sogar die freie Furche verschwindet,

[1] V. GRABER, Vergleichende Studien am Keimstreif der Insekten. Denkschriften der k. k. Akad. der Wiss. Wien 1890.

[2] American Naturalist. XIX. 1885.

welche sonst in der Mittellinie die bilaterale Anlage der einzelnen Somite noch kräftiger verdeutlicht.

Die vier Keimscheiben, aus denen die Anhangsorgane des weiblichen Sexualapparates sich später entfalten sollen, bestehen in der zweiten Larvenperiode aus einer schwach elliptischen Hypodermisverdickung. Das erste Paar derselben liegt im achten Bauchsegmente etwas nach innen von einer geraden Linie, welche die Scheinfüße derselben Seite mit einander verbinden würde, in etwa halber Entfernung zwischen seinem vorderen und seinem hinteren Rande. Das zweite Paar sitzt in der Haut des neunten Segmentes nahe dessen hinterem Rande, so dass es beinahe den Anschein hat, als läge es in der Beuge der letzten Scheinfüße (Nachschieber). Ohne die Zahl der Abbildungen unnöthigerweise zu vermehren, verweisen wir zum besseren Verständnis unserer Beschreibung auf Fig. 4, wo besagte Imaginalscheiben, in Folge vorgeschrittener Entwicklung, nur der Medianlinie etwas näher gerückt sind (*ga* und *gp*). Übrigens vertieft sich bald die Epithelverdickung zu einer seichten Hauteinbuchtung, welche sich von innen als flache knopfartige Hervorragung ansieht, während die äußere Einsenkung durch reichlichere Cuticularbildung ausgeglichen wird. An der Kuppel des Knopfes befestigt sich mit fächerartigem Ansatze ein Ast des intervisceralen Muskelnetzes (*lig* Fig. 4), welcher unabänderlich ein Trachealzweigchen mit sich führt.

Es liegt wohl sehr nahe die Vermuthung auszusprechen, dass unsere Keimscheiben den Imaginalscheiben des achten und neunten Bauchsegmentes entsprechen, von welchen DEWITZ[1] die Legeröhren der Hymenopteren und Orthopteren ableitete. Wegen ihrer Ähnlichkeit mit den Imaginalscheiben der Corethralarve, aus welchen die Thoraxbeine sich entwickeln, bezog BÜTSCHLI[2] die sogenannten Gonapophysen direkt auf echte Anlagen abdominaler Extremitäten. Und dieselbe Ansicht wurde von KOWALEVSKY[3], HUXLEY[4], CHOLODKOWSKY[5] vertreten, während HAASE[6] in denselben nur Integumental-

[1] Diese Zeitschr. Bd. XXV und XXVIII.

[2] Zur Entwicklungsgeschichte der Biene. Diese Zeitschr. Bd. XX.

[3] Diese Zeitschr. Bd. XXII.

[4] A manual of the Anatomy of the Invertebrated Animals. London 1877.

[5] Die Embryonalentwicklung von Phyllodromia germanica. K. Akad. der Wiss. in St. Petersburg. 1891.

[6] Die Abdominalanhänge der Insekten. Morph. Jahrb. 1889.

bildungen von etwas höherer Werthigkeit als die gewöhnlichen Hautgriffel und Sporne erblickte. Aber die Beobachtungen WHEELER's (l. c.) entscheiden endgültig die Streitfrage, indem bei Xiphidium, wo Hautfalten und andere optische Hindernisse nicht vorliegen, um eine Täuschung zu ermöglichen, nach der Revolution des Embryos der unmittelbare Übergang der wahren Abdominalanhänge in die Gonapophysen direkt verfolgt werden konnte.

Demnach sind wir wohl berechtigt nicht nur für unsere Keimscheiben, welche nebstdem beim ersten Bemerkbarwerden die Lage der embryonalen Bauchanhänge noch fast unverändert bewahren, den Werth solcher Bildungen auch wirklich in Anspruch zu nehmen, sondern denselben auch auf die homologen Keimscheiben des Männchens auszudehnen, welche in der HEROLD'schen Hautinvagination auftreten. Allerdings kann bei letzteren ein kontinuirlicher Übergang aus den abdominalen-Extremitäten mit dem Auge nicht verfolgt werden. Wir selbst haben an anderer Stelle gezeigt (l. c.), dass in den ersten Larvenperioden von Bombyx mori die Anlage gewisser männlicher Anhangsorgane (Penis und Präputium) nachweisbar nur durch eine einfache Hauttasche repräsentirt wird, an welcher sich seitlich die zwei hinteren Hodenstränge festsetzen, und dass aus den Wänden dieser Hauttasche erst viel später zwei Paare Keimscheiben hervorbrechen, ohne dass früher ihre Differenzirung aus dem umgebenden Gewebe irgend wie bemerkbar gewesen wäre. Eine temporäre Latenz von embryonalen Anlagen, welche später doch wieder zur Entfaltung kommen, ist aber bei Arthropoden gar keine besondere Seltenheit. Und anderentheils dürfen wir uns auf die in der citirten Schrift enthaltenen Ausführungen berufen, um die Ableitung der zwei Paare Keimzapfen im männlichen Sexualapparat aus dem achten und neunten Abdominalsegment für eben so bewiesen anzusehen, als sie für die vier Keimscheiben des weiblichen Systems offen zu Tage liegt. Wohl das wesentlichste Unterscheidungsmerkmal zwischen den zwei Geschlechtern von Bombyx liegt hingegen darin, dass beim Männchen die vier Keimscheiben sich nach außen entfalten und daher dringend einer Schutzvorrichtung bedürfen, wie sie eben von der eingestülpten Hauttasche des HEROLD'schen Organs provisorisch geboten wird. Beim Weibchen fällt eine solche Nothwendigkeit ganz weg, indem die vier Keimscheiben desselben umgekehrt nach innen evolviren, wie im Folgenden gezeigt werden soll.

II.

Die nächsten Larvenperioden bringen keine nennenswerthe Veränderung in den Anlagen des weiblichen Ausführungsapparates, wenn man davon absieht, dass die Genitalstränge mit deutlicher Grenzmembran nun versehen, im Verhältnis zum allgemeinen Körperwachsthum stärker werden, und die vier angeführten Imaginalscheiben eben so an Größe zunehmen.

Letztere erleiden jedoch bald nach der vierten Häutung eine merkbare Verschiebung, wohl in Folge eines beginnenden Involutionsprocesses, welcher zu dieser Zeit die Hypodermis der mittleren Ventralfläche in den letzten Abdominalsegmenten trifft. Das erste Paar Imaginalscheiben rückt allmählich der Medianlinie näher, ohne sein Niveau mit Bezug auf die Höhe des achten Abdominalsegmentes zu ändern, oder in kaum merkbarem Maße sich dem hinteren Rande desselben zuneigend (Fig. 4 *g.a*). Das hintere Paar Imaginalscheiben (*g.p*) lagert sich mit seinem längeren Durchmesser parallel zu den Muskelzügen des neunten Segmentes, und nähert sich in dieser Richtung ebenfalls der Medianlinie. Beide Paare streben daher einem gemeinsamen Mittelpunkte zu, der sich eben am hinteren Rande des achten Segmentes ungefähr befinden würde. Bei der größeren Wegstrecke, die das hintere Paar bis zur Erreichung seines Zieles zu überwinden hat, wird es erklärlich, dass dasselbe von der Medianlinie in gerader Entfernung etwas weiter absteht als das vordere.

Gleichzeitig mit der Lagenveränderung und mit der Größenzunahme macht sich jedoch sehr bald auch in der Form eine nicht zu übersehende Modifikation geltend. Die ursprüngliche Hauteinbuchtung, die äußerlich schon durch eine vermehrte Cuticularsekretion ausgeglichen werden konnte, ist noch in der zweiten Hälfte der vierten Larvenperiode ein kleines rundliches Bläschen (*g.p* Fig. 1), wenngleich dessen Hohlraum durch die Cuticula *ct* nicht mehr vollständig ausgefüllt wird. Aber schon in den nächst darauffolgenden Tagen, gleich nach eingetretener Spinnreife, knospt und wuchert das verdickte Epithel der heranwachsenden Imaginalscheiben mit aufflammender Lebhaftigkeit. Die Cuticula (*ct* in Fig. 2 und 3) hat sich von der Hypodermis vollständig abgelöst, nachdem sie noch zuletzt eine gewaltige Verstärkung erfahren. Die inneren Wände der Imaginalscheiben, oder vielmehr der seichten Imaginalblasen, die nunmehr vorliegen, dehnen sich rasch aus. Aber die Anschwellung

findet nicht gleichmäßig nach allen Richtungen statt. Die Muskelbänder, welche von einem Trachealzweigchen (*tr*, Fig. 2 und 3) begleitet, sich fächerartig an ihrem gewölbten Grunde ausbreiten, produciren dort zahllose Kernchen mit reichlicher Plasmaansammlung; der Grund selbst wird dabei uneben, höckerig, und schließlich bildet sich eine ganz eigene Konformation aus, die wohl am einfachsten folgendermaßen aufgefasst werden kann:

Jede vordere Imaginalscheibe stellt eine seichte Blase mit weitklaffender Mündung dar, und ist an ihrem Grunde von einer abgerundeten Längsleiste durchzogen, welche in die Höhlung vorragt. In Fig. 5 ist dieses Verhalten der vorderen Keimscheiben (*g.a*) durch entsprechende Schattirung angedeutet.

Die hinteren Imaginalscheiben münden durch eine viel kleinere Öffnung nach außen, und die Blase, welche sich hinter derselben vertieft, wächst zu einer Art länglichen Schlauches aus. Letzterer dringt jedoch nicht frei in die Körperhöhle vor, sondern dreht sich zu einer Schneckenwindung eng zusammen, wodurch die allgemeinen Umrisse eines rundlichen Körpers beibehalten werden. Die Richtung dieses inneren Ganges, welcher die ganze Imaginalscheibe durchwühlt, geht zunächst nach vorn und innen, kehrt dann nach hinten außen zurück, biegt nach unten um, und wendet sich zuletzt wieder nach vorn: an den Rudimenten der Kittdrüsen werden wir nach ihrer ersten freien Entfaltung genau dieselbe Orientirung wiederfinden.

Die beschriebene Evolution seitens der Imaginalscheiben ist übrigens kaum vollendet, als gleich darauf, etwa zwei Tage vor der Verpuppung, auch in den anstoßenden Hypodermispartien ein lebhafter Erneuerungsprocess sich kund giebt.

Wir betonen, dass diese vermehrte Thätigkeit unter den Hypodermiszellen nur ungefähr zwei Tage vor der Verpuppung einsetzt, — denn bei der ungleichen Promptheit, mit welcher auch bei coëtanen Individuen von Bombyx die einzelnen Entwicklungsvorgänge sich äußern, ist eine genaue Zeitangabe überhaupt sehr misslich. In den zwei oder drei Tagen, welche der Verpuppung unmittelbar vorausgehen und nachfolgen, drängen sich zudem die Partialphasen in fieberhafter Hast zusammen; und ist der Fall gar nicht selten, dass bald die Genitalstränge, bald die vorderen Imaginalscheiben, bald die hinteren — kurz, dass ein beliebiger Abschnitt plötzlich allen übrigen in der Entwicklung um eine ganz bedeutende Strecke vorauseilt. Bei der wechselseitigen Unabhängigkeit, welche die ver-

schiedenen Anlagen durch eine längere Weile bethätigen, können wir daher nur annähernde Mittelwerthe aus unseren zahlreichen Beobachtungen für die Zeitbestimmungen verwenden, ungeachtet dessen, dass wir peinlich bemüht waren alle Einflüsse der Umgebung — die Temperatur in erster Linie — auf die Versuchsindividuen möglichst gleichförmig einwirken zu lassen[1].

Auch die Hypodermis betheiligt sich also jetzt an den Evolutionen der Sexualanlagen, und ist es aus Fig. 5 zu ersehen, dass zwischen dem vorderen Rande des achten Segmentes und zwischen den vier Imaginalscheiben sich Hautfalten nach innen erheben, welche durch ihre dichte Tüpfelung (proliferirende Zellkerne) auch bei schwacher Vergrößerung schon auffallen (*pl.ivg*). In zwei leicht divergirenden Schenkeln ziehen sie zunächst vom Ansatze der Genitalstränge *cg* nach hinten, zu den vorderen Keimscheiben *g.a*; zwischen vorderen und hinteren Keimscheiben stellen andere Hautfalten eine brückenartige Verbindung her, welche die Form eines Kreuzes oder vielmehr eines H nachahmen. Dadurch nun, dass die zwei vorderen Falten — vom Ansatze der Genitalstränge bis zu den vorderen Keimscheiben — nach innen und oben zusammenfließen, bildet sich eine tiefe Hautfurche, ein Halbkanal, der bis zum Querschenkel der H-falte reicht. Sobald die unteren Ränder dieses Halbkanals auf einander stoßen und verkleben, ist ein geschlossener Kanal fertig — der Eigang —, in welchem, wie später sich herausstellen soll, zwei kleine Öffnungen frei bleiben, als Eingang zur Begattungstasche und als Ausgang vom gemeinschaftlichen Oviducte. Jenseits der Querbrücke des H wölben sich die zwei Falten, welche zu den Keimscheiben *g.p* ziehen, eben so nach innen, und legen hiermit eine zweite tiefe Furche an, die aber gegen das Schwanzende des Thieres allmählich verstreicht, nachdem sie die Mündungen der zwei hinteren Keimblasen *g.p* rechts und links aufgenommen hat. Auch diese Furche verwandelt sich zu einem Kanale, dem gemeinsamen Ausführungsgange der Kittdrüsen, indem ihre freien Ränder von hinten nach vorn sich vereinigen. Die übrigbleibende Öffnung stößt hart an das Orificium oviductus, und fließt zuletzt mit demselben zusammen, sobald der zwischenliegende Hautsporn etwas nach oben rückt.

In großen Zügen dargestellt wäre dies ungefähr die Art und Weise wie der Ausführungsgang des weiblichen Sexualapparates

[1] Bei einer Temperatur von + 22° C. verlaufen etwa fünf Tage bis die spinnreife Raupe von Bombyx mori sich verpuppt; nach weiteren 14 Tagen erscheint der Schmetterling.

bei Bombyx mori sich anlegt. Um die successiven Phasen des Vorganges besser verfolgen zu können, wollen wir die einzelnen Theilstücke, aus welchen sich der angehende Apparat aufbaut, in gesonderte Betrachtung ziehen.

a. Genitalstränge und Uterus.

In strikter Homologie zum hinteren Hodenstrange, der nach unseren Beobachtungen an seinem vordersten sowie an seinem hintersten Ende eine kleine Lichtung, wohl als Rest von ursprünglichen Cölomsäckchen führt (WHEELER's Terminalampullen), kann man auch beim weiblichen Genitalstrang das Persistiren ähnlicher Hohlräume nachweisen.

Für die frühen Larvenperioden lässt sich nicht in Abrede stellen, dass die hintere Terminalampulle des weiblichen Genitalstranges, wenigstens in temporärer Latenz verharren muss, da weder Schnitte noch Flächenansichten davon auch nur die entfernteste Spur erblicken lassen. Später ergeben sich viel günstigere Bedingungen zur Beobachtung, und wir wollen uns zunächst bei der Zeitperiode aufhalten, welche der Spinnreife der Raupe unmittelbar folgt.

Außer am vorderen Ende erscheint der Genitalstrang der spinnenden Larve in seinem ganzen freien Verlaufe noch völlig solid. Der im Eierstock befindliche Antheil, d. h. jene äußerste Portion des Stranges, welche von der Kapsel der Genitaldrüse mit umfasst wird, enthält aber schon eine bläschenartige Höhlung, welche nach unten als kurzer keilförmiger Spalt in die umgebende Plasmamasse eindringt. Nach vorn theilt sich die rundliche Höhlung in vier Divertikel, welche, durch eine fortlaufende Scheide fixirt, mit blindem Grunde an je ein Eirohr sich ansetzen. Es sei ausdrücklich hervorgehoben, dass die Wände der Terminalblase aus einer einzigen Schicht umschriebener Zellen besteht. Am blinden Grunde erscheinen letztere wohl ausgebildet und verhältnismäßig am größten; gegen den hinteren Endspalt zu werden sie nach und nach kleiner, verlieren allmählich ihre scharfe territoriale Begrenzung und gehen endlich rasch in das anstoßende kernreiche Plasma auf. Es kann also nicht bezweifelt werden, dass der Eikelch zum Genitalstrang gehört, wie dies übrigens auch von NUSBAUM implicite angenommen wird[1], und gewisse Missbildungen per defectum auf das deutlichste demonstriren. Es kommt nämlich bei Bombyx nicht selten vor, dass der

[1] »Die Höhlungen der Oviducte, des Uterus und der Vagina ..... entstehen ganz unabhängig von einander und treten nur sekundär in Verbindung.« (l. c.)

eine oder der andere Eierstock nur drei Eiröhren aufzuweisen hat, statt der üblichen vier. In solchen Fällen beobachteten wir nun bis jetzt ausnahmslos, dass der Eikelch desshalb nicht dreitheilig endet, sondern eben so wie unter normalen Verhältnissen ein viertes Divertikel seitlich abgiebt, welches mit abgerundetem blindem Epithelialgrunde abschließt, während über denselben die Umhüllungsscheide als freilaufender Zipfel hinwegsetzt.

Am entgegengesetzten, am hinteren Ende des Genitalstranges, sind die Verhältnisse bei Weitem nicht so offenliegend. Es beginnt auch hier eine lebhafte Proliferation der im Plasma eingebetteten Kerne, und wir werden sogleich darauf zurückkommen. Vorher müssen wir aber ein besonderes Detail hervorheben, welches bei seiner Unansehnlichkeit auch von uns lange übersehen worden war. Beim Männchen von Bombyx mori verläuft bekanntlich der letzte Abschnitt des Hodenstranges in etwas bogenartig gekrümmter Linie, aber ohne besondere Umwege, vom neunten Stigma bis zur Herold-schen Hautinvagination. Beim Weibchen kommt noch eine zweite unmittelbar darauf folgende Krümmung des Genitalstranges hinzu, indem derselbe vom achten Stigma aus zuerst gegen die ventrale Medianlinie sich richtet, nach einer Weile jedoch sich wieder nach hinten krümmt, um nach kurzem geradlinigem Verlaufe neben der gleichnamigen Bildung der anderen Seite zu endigen. Diese **S**-förmige Doppelkrümmung im Bereiche des siebenten Abdominalsegmentes ist schon von Dr. Herold selbst auf Taf. XI seines Atlas genau verzeichnet worden. Dagegen ist es allen Beobachtern entgangen, dass während der Spinnperiode gerade an der zweiten, untersten Krümmung eine spindelartige Verdickung des Genitalstranges sich einstellt, welche nicht leicht zu entdecken, doch einmal gesehen leicht sich wiederfinden lässt. Nun ist es uns wiederholt gelungen in dieser Verdickung eine deutliche Lichtung zu erkennen, während der Eileiter mit Ausnahme des vordersten Endes in seiner ganzen übrigen Ausdehnung noch solid war. Die Verwandlung des soliden Stranges zu einem durchgängigen Rohre — dadurch eingeleitet, dass seine einzelnen Kerne sich besondere Plasmaterritorien aneignen und gleichzeitig radiäre Aufstellung zur Längsachse des Gebildes nehmen — findet ungefähr zur Zeit der Verpuppung statt, und verläuft dann mit solcher Raschheit, dass eine schrittweise Verfolgung des Processes ganz unvermutheten Schwierigkeiten begegnet. Nichtsdestoweniger glauben wir nach Zusammenstellung unserer zahlreichen Präparate getrost

aussagen zu können, dass die Kanalisation des soliden Eileiters, vom Eikelche sowohl als von der eben demonstrirten spindelförmigen Blase aus, einander entgegenrückt, und dass gleichzeitig auch das äußerste kurze Stück bis zur Endinsertion von der spindelförmigen Blase aus eine Höhlung acquirirt.

Nach alledem lässt sich die Vorstellung nicht abweisen, dass unsere spindelförmige Blase vom weiblichen Genitalstrange der hinteren Terminalampulle des Hodenstranges völlig gleichwerthig sein müsse. Es ist allerdings auffallend, dass dieselbe bei ihrem ersten Auftreten nachweisbarerweise nicht am untersten Ende, hart an der Insertionsstelle des larvalen Eileiters, sondern ein wenig mehr nach vorn sich befindet. Aber anderentheils dürfte dieser Umstand eben geeignet sein eine weitere Homologie mit der männlichen Terminalampulle ins rechte Licht zu stellen — sobald man den letzten Abschnitt des Eileiters, bis zu dessen Endigung an der Hypodermis, als eine Emanation der weiblichen Terminalampulle auslegen will. Bei der nymphalen Involution, welcher die paarigen Eileiter des Bombyx zu unterliegen bestimmt sind — sie schmelzen ja in der kürzesten Zeit von ihrer ursprünglichen sehr bedeutenden Länge zur verschwindenden Kürze der späteren Tubae buchstäblich zusammen —, wird es leicht erklärlich, dass auch die Emanationsenergie der hinteren Terminalampullen auf ein sehr beschränktes Maß heruntergedrückt sein müsse. *Und desshalb finden wir beim weiblichen Sexualapparat gar keine Bildung, welche den Emanationen der männlichen Terminalampulle, d. h. den Samenblasen sowie den accessorischen Drüsen entspreche. Nur der Ductus ejaculatorius wäre eben durch jene letzte Portion des Eileiters vertreten, welche sich von der weiblichen Terminalampulle bis zum äußersten blinden Grunde erstreckt.* Dagegen wird später gezeigt werden, dass die Anhangsgebilde und Drüsen, von welchen der weibliche Ausführungsgang bei Bombyx mori dennoch begleitet wird, mit dem Genitalstrange gar keinen näheren Konnex besitzen, und dass die beliebte Annahme einer, wenn auch nur allgemeinen Gleichwerthigkeit derselben zwischen Weibchen und Männchen, jeden morphogenetischen Haltes entbehrt.

Es ist weiter oben erwähnt worden, dass, zur Zeit der Spinnreife, am hinteren Ende der weiblichen Genitalstränge ein lebhafter Proliferationsprocess der im Plasma eingebetteten Kerne sich geltend macht. Was die Art und Weise ihrer Befestigung an der Hypo-

dermis betrifft, gab seiner Zeit BESSELS[1] für Gastropacha rubi an, dass sie mit vier ungleichen Enden am »Schleimnetz« sich festsetzen, von welchen ein jedes gesondert münden sollte. Nach JACKSON (l. c. p. 158) liegt der Ansatz der Eileiter am hinteren Rande des siebenten Abdominalsegmentes, näher der Mittellinie als die Insertionen der Ventralmuskeln, aber ein einziger feiner und kurzer Faden geht von demselben ab, um sich gesondert an die Hypodermis zu befestigen[2]. Unseren eigenen Beobachtungen zufolge dürfte die Verschiedenheit dieser Angaben wohl darauf beruhen, dass sie sich auf ungleich vorgeschrittene Entwicklungsstadien beziehen. Bei Bombyx mori wenigstens zerfallen die Endstücke der soliden Eileiter, sobald die Spinnreife erreicht ist, in mehrere sogar zahlreiche Spitzen, welche mit einem fadenartigen Ausläufer in die Zwischensubstanz der Hypodermiszellen weiter auszugreifen scheinen. Wie unserer Fig. 5 *cg* entnommen werden kann, und noch deutlicher die viel stärker vergrößerte Fig. 9 zeigt, geht dieses Vorschieben von Greifarmen mit einer Lösung der früher bestandenen Konnexionen einher, und so kommt es, dass die neugewachsenen Wurzeläste bald nicht nur in das achte Abdominalsegment eine kurze Strecke weit vordringen, sondern auch die beiderseitigen Genitalstränge durch einzelne Fortsätze mit einander verbinden. Dabei vermehren sich ihre oberflächlichen Kernchen in unermüdlicher Folge und bestimmen eben dadurch eine Verlängerung des endständigen Strangabschnittes, die zuweilen in spiraligen Krümmungen der abgespaltenen Kernzüge sich äußert.

Als handle es sich um eine Kontaktwirkung, schreitet aber nun die in Gang gekommene Bewegung weiter.

A small trachea also approaches the root of the oviduct, but I do not know its destination — drückt sich JACKSON aus. Und wir finden in der That diesen Tracheenast wieder, wie er beiderseits den Imaginalscheiben des ersten Paares zustrebt, und dabei rechts und links zahllose kurze Kapillärchen abgiebt; wir finden aber, dass gleichzeitig damit, und zwar entsprechend dem Verlaufe der zwei symmetrischen Tracheenäste, sich auch zwei längliche Hautfalten nach innen erheben (Fig. 5 *pl.ivg*), welche eben so von den vereinigten Wurzeln der Genitalstränge gegen die vorderen Imaginalscheiben *g.a* mit schwacher Divergenz verlaufen.

Wir wissen schon, dass durch Verschmelzung dieser zwei

[1] Studien über die Entwicklung der Sexualdrüsen bei den Lepidopteren. Diese Zeitschr. Bd. XVII. 1867. [2] S. auch dessen Taf. XVI, Fig. 32.

Längsfalten nach innen und oben ein tiefer medianer Halbkanal entsteht, dessen freie Ränder sich nachträglich zu einem geschlossenen Rohre vereinigen. Letzteres endigt blind nach vorn, und wird von den Ausläufern der Genitalstränge umfasst, welche sich auf seiner Oberfläche allmählich vertheilen und es mit einer mesodermalen Umhüllung versehen. Nach hinten reicht es bis zum ersten Paare Imaginalscheiben, und endet hier ganz offen wie die ersten Bilder der Schnittserie Fig. 6 deutlich zeigen. In Fig. 6 *a* bringt der Querschnitt die vereinigten Wurzeln der paarigen Genitalstränge *ov.p* zur Anschauung; in Fig. 6 *b* schiebt sich das aus zwei verschmolzenen Hautfalten hervorgegangene Medianrohr *ov.c* zwischen die zwei Genitalstränge *ov.p* ein; in Fig. 6 *c* ist die Verschmelzung der zwei seitlichen Hautfalten zu einem geschlossenen Rohre noch erkennbar; in Fig. 6 *d* macht das abgeplattete Rohr einem offenen Halbkanale Platz, während *trf* die an einem anderen Orte[1] schon erwähnten Riesenzellen versinnlicht, in deren Inneren sich Trachealknäuel anlegen.

Der Uterus, welcher unschwer in diesem neugebildeten Rohre erkannt werden muss, ist demnach eine rein ektodermale Formation — wenn man natürlich von seiner äußeren Umhüllung absieht, welche erwiesenermaßen von den paarigen Genitalsträngen abstammt. Und darin befinden wir uns in vollem Widerspruche mit Wheeler, welcher behauptet, dass Uterus und Samenblasen noch während des Embryonallebens gebildet werden (are formed!) und mesodermalen Ursprungs sind (l. c. p. 125). Will man unter »Samenblasen« die noch latente Anlage in den hinteren Terminalampullen der Hodenstränge verstehen, so wird man allenfalls von einer embryonalen Periode derselben reden können; vom »Uterus« dagegen ist bei Bombyx mori auch nicht der entfernteste Keim wahrzunehmen bevor nicht die Hautfalten sich erheben, aus welchen derselbe unmittelbar hervorgeht: und das geschieht erst zur Zeit der Verpuppung. Anderentheils ergeben sich auch die gegenseitigen Beziehungen zwischen Eileitern und Uterus bei Bombyx durchaus verschieden von denjenigen, welche Wheeler für Xiphidium angiebt. Bei letzterem nämlich begegnen sich während des Larvenstadiums (?) die zwei Terminalampullen in der Medianlinie, und während sie sich zunächst mit ihren zugespitzten Enden berühren, sollen sie in einander aufgehen (Uterus!) und sich erst dann in die Vagina öffnen.

[1] Auch diese Zeitschr. Bd. LXI. p. 325.

Ein solches Verhalten trifft nicht für Bombyx zu, wo der Uterus derart zwischen die paarigen Eileiter eingezwängt erscheint, dass eine unmittelbare Verschmelzung ihrer Kanäle nicht möglich ist. Die freie Durchgängigkeit des ganzen Ausführungsapparates stellt sich erst am Ende der Puppenperiode ein, kurz vor dem Erscheinen der Imago. Aber auch dann findet eine direkte Kommunikation zwischen den zwei Eileitern nicht statt: sie öffnen sich nicht in einander, sondern jeder mündet auf eigene Rechnung, selbständig, in den gemeinschaftlichen Eigang (s. Fig. 13, 14 und 15).

Auch von JACKSON wird die ektodermale Natur des Uterus ohne Rückhalt postulirt, wenngleich diesem Autor die eigentliche Art und Weise seiner Bildung nicht recht einleuchten will. »My own impression is that there is an ingrowth from the hypodermis of cells which subsequently arrange themselves in the form of a tube; in other words the invagination of cells is at first solid.« Das in Fig. 5 abgebildete Präparat sowie die Querschnitte aus Fig. 6*a*, *b*, *c* und *d* lehren, dass die Annahme einer zuerst soliden Hautwucherung mit nachfolgender Aushöhlung keine Begründung hat, oder vielmehr, dass eine solche Annahme durch die naturgemäß vorwiegende Wandstärke des blinden Grundes am neugebildeten Uterus ganz und gar nicht gerechtfertigt erscheint. Dagegen stimmen wir vollkommen bei, wenn der vordere Abschnitt des Eiganges, d. i. der Uterus, the first completed in order of time geheißen wird[1]. Die Bildung der Scheide folgt erst hinterher, und erfordert eine gemeinschaftliche Besprechung mit den

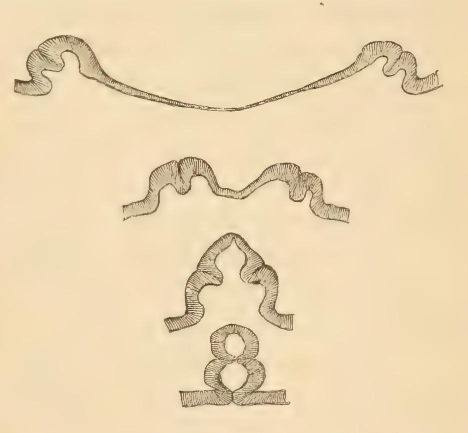
b. Imaginalscheiben des ersten Paares.

Während der ersten und theilweise auch während der zweiten Larvenperiode, wahrscheinlich wegen optischer Hindernisse unkenntlich — werden die Imaginalscheiben des achten Abdominalseg-

---

[1] Diese Angabe entnehmen wir dem Summary of results 2 (p. 168), welches wohl am treuesten den Absichten des Verfassers entsprechen dürfte. Zwar liest man auf p. 161 eine sehr verschiedene Auslegung. The azygos oviduct, heißt es da, is formed in three portions: first, the part underlying the anterior pair of vesicles, which is partly developed in the preceding stage; secondly, the part which connects the anterior vesicle to the larval oviducts, which is established next etc. etc. — womit also eigentlich besagt wird, dass der vorderste Abschnitt des Eiganges, der Uterus, in seiner Bildung dem mittleren Abschnitt erst nachfolgt. Da hier oder dort jedenfalls eine Verschreibung vorliegt, so ziehen wir vor, in dem als Endresultat angeführten Satze die richtige Ausdrucksform zu erblicken.

mentes von nun an dem bewaffneten Auge fassbar. Anfangs nur eine winzige Hauteinbuchtung von elliptischer Gestalt vorstellend, werden sie im Laufe der Zeit tiefer und ausgedehnter, so dass während der Spinndauer ihre Konfiguration an eine flache Blase mit klaffender Mündung erinnert, deren größerer Durchmesser mit der Längsachse des Larvenkörpers parallel verläuft. Die Blase selbst wird im Sinne ihrer Länge von einer in die Höhle vorspringenden Leiste durchzogen, wodurch ihr Querschnitt sich gewissermaßen aus zwei anstoßenden Halbkanälen oder Rinnen zusammenzusetzen scheint. Und gleichzeitig findet, in Folge partiellen Schwundes der ventralen Hypodermis eine Verschiebung der ganzen Imaginalscheiben gegen die Medianlinie statt. Wie beistehende schematische Querschnitte ersichtlich machen sollen, rücken dabei die gerippten Bläschen — von den Seiten — einander bis zur Berührung nahe; in der ventralen Mittellinie zusammenstoßend, richten sie sich aber mit gegenseitiger Stütze empor, und begrenzen nun, wie die Schalen einer halb offenen Muschel, einen Innenraum, der in seiner ganzen Länge nach außen kommunicirt.



Die zwei seitlichen Imaginalscheiben des achten Abdominalsegmentes haben sich also, wie die Klappen einer halboffenen Gussform, zu einem einheitlichen Ganzen zusammengefügt, und die daraus hervorgegangene Bildung ist es, welche seiner Zeit Herold zuerst gesehen, und viel später Jackson näher beschrieben hat, als »a rounded body divided by a median furrow into two oval halves, one right, the other left, rarely completely symmetrical and alike«. Jackson hat keine Ahnung, dass es sich dabei um zwei aus größerer Entfernung zusammengerückte und verschmolzene Imaginalscheiben handelt. Jedenfalls hebt er aber den bilateralen Charakter des besprochenen Körpers hervor, und nachdem er, gewissermaßen als Eigenthümlichkeit, darauf hingewiesen, dass bei Pieris brassicae die mittlere Theilungsfurche tiefer sich einsenkt, und bei Phalera bucephala die zwei Hälften erst von einander unabhängig und durch

einen Zwischenraum getrennt sind, giebt er der Vermuthung Ausdruck, dass letztere »may be originally independent in Vanessa and Pieris; but if so it is at a stage earlier than any I have seen«.

Die zwei vorderen Imaginalscheiben richten sich also in der Medianlinie gegen einander empor und vereinigen sich Anfangs nur mit ihren inneren Rändern wie durch ein Scharnier. Unsere schematische Abbildung bedeutet aber auch, dass bei weiterer Annäherung der noch freien Ränder, d. h. bei weiterer Schließung der nur zugelehnten Klappen, — zunächst die vorragenden Längsleisten in halber Höhe, zuletzt aber auch die untersten (äußeren) Ränder der Imaginalscheiben sich berühren und verschmelzen müssen. Und die Folge davon ist eine Differenzirung zweier über einander liegender Hohlräume, welche übrigens hier und da noch kommuniciren oder gar nach außen sich öffnen können, wo die Verschmelzung eine stellenweise Unterbrechung erfahren hat.

Bevor es dazu kommt, schreitet aber das Wachsthum der verschmolzenen Imaginalscheiben, oder vielmehr der oberen Hälfte ihrer Doppelrinnen, weiter, und zwar findet dasselbe ganz vorwiegend am vorderen und am hinteren Ende statt, während dazwischen der Mangel einer entsprechenden Ausdehnung sich als eine immer tiefere Einsattelung kund giebt. Zur besseren Orientirung wollen wir wieder die Schnittserie aus Fig. 6 heranziehen, wo der in *a*, *b* und *c* schon röhrenartig geschlossene Uterus *ov.c*, in *d* und *e* noch rinnenartig offen steht. In *f* treten nun zum ersten Male die median vereinigten Imaginalscheiben auf. Und aus den darauffolgenden Schnitten *g*, *h* und *i* wird es gleich klar, dass die zwei unteren Halbrinnen *ov.c* die unmittelbare Fortsetzung des Uterus selbst vorstellen, dass dagegen die zwei oberen Halbrinnen, mit *b.c* und *r.s* in der Abbildung bezeichnet, eine besondere Raumabtheilung bedeuten, welche mit der darunter befindlichen *ov.c* übrigens noch weite Kommunikation bewahrt. An Querschnitten fällt das ungleichmäßige Wachsthum der verschiedenen successiven Partien nicht leicht in das Auge. Wenn man aber den Längsschnitt Fig. 11 zu Rathe zieht, ohne sich vor der Hand daran zu stoßen, dass derselbe einem etwas vorgerückteren Entwicklungsstadium (eben fertige Puppe) angehört und demgemäß die zwei Halbrinnen *ov.c* aus Fig. 6 sich mit einander vereinigt und von der Außenwelt fast völlig abgeschlossen haben, überzeugt man sich ohne Weiteres, dass vorderes (*b.c*) und hinteres Ende (*r.s*) der zweiten Etage eine gewaltige Expansion in entgegengesetzter Richtung verfolgen. Auch bei Flächenansichten ergiebt

sich dasselbe Verhalten. Wir entnehmen der Fig. 7, welche den accessorischen Sexualapparat einer weiblichen Raupe unmittelbar vor der Verpuppung, von oben gesehen, wiedergiebt, — dass der Uterus, die noch soliden Genitalstränge *c.g* nachschleppend, in Folge Verdichtung seiner jungen Elemente sich nach hinten um ein Bedeutendes verkürzt hat: so dass er zum größeren Theile von der sich entfaltenden Begattungstasche *b.c* überdeckt wird. In diametral entgegengesetzter Richtung streckt sich eine zweite blasenartige Erweiterung aus, die Samentasche oder das Receptaculum seminis *r.s.* Und gleichzeitig werden wir gewahr, dass die dünnen Muskelfäden, welche von Anfang an seitlich zum ersten Paare Imaginalscheiben traten (Fig. 5 *m*), nun zu ansehnlichen fächerartig ausgebreiteten Bündeln angewachsen sind (Fig. 7 *m*), wo eine Differenzirung von rings- und längsverlaufenden Elementen beginnt. Es wird gut sein schon jetzt daher festzuhalten, dass zum Unterschiede vom Uterus, wo direkte Ausläufer der Genitalstränge die Epithelialwände allmählich überziehen, die Scheide sammt den übrigen Derivaten des ersten Scheibenpaares ihre mesodermale Umhüllung aus zwei besonderen Zweigen des intervisceralen Muskelnetzes beziehen.

In demselben Maße als der tubulare Verschluss des Uterus von vorn nach hinten vorschreitet, wird die längselliptische Basis der medianen Hauteinfaltung (s. Fig. 5) nach und nach kürzer, so dass sie, nach einer gewissen Zeit, nur vom vorderen Rande der median verschmolzenen Imaginalscheiben *g.a* bis zum Querschenkel der **H**-Falte reicht. Demgemäß kommunicirt der Innenraum der aus den ersten Imaginalscheiben hervorgegangenen Sexualblase in seiner ganzen Basalausdehnung ohne Unterbrechung mit der Außenwelt, wie in Fig. 6 die Querschnitte *d*—*m* veranschaulichen; die darauffolgenden Querschnitte *n* und *o* zeigen, dass hier die letzte Spur der Einfaltung (*s.t* in den Schnitten *l* und *m*) verstrichen und das allgemeine Integument *ip* wieder glatt und eben geworden ist.

Aber schon die nächste Phase bringt in dieses Verhalten eine gründliche Änderung, wie eine nähere Prüfung der Schnittserie Fig. 10 ergiebt. Wir sehen in derselben die zwei hohl gewordenen Eileiter (*ov.p* in Fig. 10*a*) allmählich der Medianlinie sich nähern, bis sie in Fig. 10*b* auf den Uterus *ov.c* stoßen und seitlich mit demselben verwachsen. In Fig. 10*c* und 10*d* lagert die nach vorn sich ausdehnende Bursa copulatrix *b.c* über dem Uterus *ov.c*, und lässt sich bis zu ihrem eigentlichen Ausgangspunkte in Fig. 10*e* verfolgen, wo die Kommunikation mit dem Eigange persistirt.

Ähnlich ergeht es der Samentasche *r.s* am hinteren Ende der Sexualblase, nur in umgekehrter Ordnung. Die ersten Querschnitte (Fig. 10*f* und 10*g*) treffen die Wurzel oder den Stiel der Samentasche und demonstriren deren unmittelbaren Zusammenhang mit der darunterliegenden Höhlung des Eiganges; in den Schnitten Fig. 10*h*—*n* erscheint dagegen ihr Körper selbst als liegender, isolirter Fortsatz, der in Fig. 10*n* blind endigt. Andererseits wissen wir, dass der Innenraum der Sexualblase auch nach außen kommunicirt. Während aber im vorhergehenden Stadium (s. Schnittserie der Fig. 6) die respektive Mündung sich als länglich elliptischer Spalt von einem Ende zum anderen der Sexualblase ununterbrochen erstreckte, — belehrt uns Schnitt Fig. 10*l* aus dem nächstfolgenden Stadium, dass kurz vor dem Grunde der Einfaltung *ov.c* eine umschriebene Verwachsung statt hat, welche von oben nach unten sich wie ein Vorhang senkt. Dadurch wird die früher einfache elliptische Mündung der Sexualblase zuletzt in zwei hinter einander gelegene weite Öffnungen getrennt, und diese selbst werden nachträglich verschmälert und zu bleibenden Löchern abgerundet.

Zur Zeit der Verpuppung hat sich also die aus den vorderen Imaginalscheiben konfluirte Sexualblase folgendermaßen gestaltet: die untere Abtheilung ihrer zwei seitlichen Wände — man erinnere sich, dass zu einer gewissen Periode jede Wand im Querschnitte die Kontouren einer Doppelrinne reproducirte — hat sich zu einem länglichen Rohre, der Vagina geschlossen und stellt die unmittelbare Fortsetzung des Uterus vor; die obere Abtheilung hat vorn und hinten je eine blasige Auftreibung erzeugt, die Rudimente der Bursa copulatrix und des Receptaculum seminis, welche, Anfangs gemeinschaftlich, dann aber jedes für sich mit der Vagina kommuniciren. Letztere mündet ihrerseits nach außen durch zwei Öffnungen: das vordere und das hintere Genitalostium.

Diese thatsächlichen Verhältnisse begründen nicht den Vorschlag Jackson's, den gemeinschaftlichen Eigang (azygos oviduct) in drei Portionen zu theilen. Dieser Autor unterscheidet nämlich einen vorderen Abschnitt an demselben, der das erste Paar Keimscheiben mit den larvalen Eileitern verbindet; einen mittleren, der basalen Ausdehnung jener Keimscheiben entsprechend; endlich einen hinteren, dem die Verbindung zwischen erstem und zweitem Paar Keimscheiben obliegt. Dieser letzte Abschnitt soll als eine weit offene, nach hinten sich erstreckende Hautfurche entstehen, welche

bei anbrechender Verpuppung an ihren freien Rändern verschmilzt. Nach unseren Ergebnissen hat er aber — als Derivat der Furche, welche seiner Zeit zwischen Querschenkel der **H**-Falte und zweitem Paare Imaginalscheiben sich einsenkt — gar kein Recht als ein Bestandtheil des eigentlichen Eiganges angesehen zu werden, wie weiter unten gezeigt werden soll. Und der mittlere Abschnitt JACKSON's, der ja doch bis zum Querschenkel unserer **H**-Falte gerechnet werden muss, begreift die gesammte Vagina mit ihren zwei Genitalostien in sich.

c. Imaginalscheiben des zweiten Paares.

Nach vollendeter Spinnperiode hatten sich die zwei hinteren Imaginalscheiben der Medianlinie am hinteren Rande des achten Abdominalsegmentes genähert und dabei eine innere Evolution vollführt, welche sie schon als die Rudimente der Kittdrüsen erkennen ließ. Es ist am betreffenden Orte ausführlich dargelegt worden, dass jede Imaginalscheibe mit einer kleinen Öffnung für sich nach außen mündet, und dass hinter denselben ein länglicher Schlauch, zu einer Art Schneckenwindung zusammengedreht, sich fort und fort ausdehnt, ohne Anfangs die allgemeinen Umrisse eines elliptischen Gebildes desshalb zu verlieren.

Für dieses Stadium nimmt nun JACKSON, dem die einleitenden Vorstufen unbekannt geblieben sind, einen eigenen Körper an, welcher durch eine Furche in zwei birnförmige Hälften getheilt sein soll: die breiten stumpfen Enden an einander gelegt, die Spitzen oder Stengel nach außen in entgegengesetzte Richtung laufend. Dem entgegen müssen wir für Bombyx mori eine Verschmelzung der zwei hinteren Imaginalscheiben unter einander auf das Bestimmteste in Abrede stellen. Fig. 7 zeigt ganz deutlich an einer Flächenansicht, dass sie vielmehr ganz unabhängig von einander verharren, und sogar einen Zwischenraum freilassen, der von den Bündeln des degenerirenden M. levator ani (*l.a*) eingenommen wird. An demselben Bilde kann leicht wahrgenommen werden, dass ähnlich wie beim ersten Imaginalscheibenpaare, die ehemaligen feinen Muskelbündelchen (*lig*, Fig. 4), die an der primitiven Hauteinbuchtung sich befestigten, nun zu mächtigen Flügeln angewachsen sind, welche sich fächerartig immer mehr nach vorn ausbreiten, die hinteren Partien der Imaginalscheiben selbst freilassend. Und auch diesen Wink wollen wir nicht vergessen, dass die Kittdrüsen, nämlich, für ihre mesodermalen Umhüllungen — wo sie sich eben

vorfinden — eine eigene, von jener der Vagina verschiedene Bezugsquelle benutzen.

Wenn wir aber Querschnitte betrachten, so wird die gegenseitige Unabhängigkeit der zwei hinteren Imaginalscheiben erst recht beleuchtet. Es ergiebt sich dann unzweifelhaft, dass dieselben wirklich eine gesonderte Mündung besitzen (*gm* in Fig. 6 *p*), und dass die von einem breiten Zwischenraume getrennten Öffnungen in einer medianen Hautfurche (*cc* in Fig. 6 *q* und 6 *r*) verborgen liegen. Diese Hautfurche ist übrigens mit dem hintersten Ausläufer der Vaginaleinfaltung *s.t* (Fig. 6 *l* und 6 *m*) nicht zu verwechseln. Der Querschenkel der H-Falte (s. Fig. 5) trennt vor der Hand beide streng von einander, wie auch die Schnitte Fig. 6 *n* und 6 *o* zeigen, wo die Haut *ip* glatt und eben von einer Seite zur anderen streicht. Die Furche *cc* aus Fig. 6 *q* und 6 *r* wird später ihre freien Ränder ebenfalls, und zwar von hinten nach vorn, vereinigen, und der neu entstandene Kanal (*cc.gm* in Fig. 8) wird als gemeinschaftlicher Ausführungsgang der Kittdrüsen sich bis zum hinteren Genitalostium *o.p* verschieben, mit diesem verschmelzend. Der immer kürzere Hautsporn zwischen den zwei verschmelzenden Öffnungen rückt dabei nach oben (innen), und bringt es allmählich mit sich, dass schließlich der Ausführungsgang der Kittdrüsen selbst (*cc* in Fig. 11) von oben her in den Eigang sich zu entleeren scheint.

Es muss also ganz ausgeschlossen werden, dass die hinteren Imaginalscheiben an der Bildung der Vagina irgendwie theilnehmen. Dieselben erzeugen einzig und allein die paarigen Sammelblasen und die secernirenden Verzweigungen der Kittdrüsen, während der gemeinsame Ausführungsgang der letzteren aus einer medianen Hautfalte hervorgeht, die an ihren freien Rändern verschmilzt[1].

III.

Wenn auch bei der jungen Puppe die einzelnen Nebenorgane des weiblichen Sexualapparates im rudimentären Zustande schon alle vorhanden sind, muss man doch zugeben, dass sie von ihrer bleibenden Form, Größe und Lage gewaltig differiren. Die Leb-

---

[1] Die gegentheiligen Schlüsse Jackson's lauten wie folgt: The two sebaceous glands of the imago, their vesicles and common duct leading to the azygos oviduct, are derived from the median dorsal portion of the paired posterior vesicles invaginated from the hypodermis of the ninth sternal region, whilst the common or basal ventral portion of the same vesicles becomes the extreme posterior end of the azygos oviduct (l. c. p. 169).

haftigkeit der Evolutionsvorgänge erreicht auch wirklich erst während der ersten Hälfte des Nymphallebens ihren höchsten Grad, und wir brauchen unsere ganze Aufmerksamkeit, um die Details derselben nicht aus dem Auge zu verlieren.

Das wechselseitige Verhältnis zwischen Eileitern und Uterus erleidet keine wesentliche Änderung. Die Wände der zwei meist schon hohlen Eileiter berühren sich nicht unmittelbar: sie werden vielmehr durch den dazwischen eingekeilten Uterus aus einander gehalten (Fig. 13 und 14), mit dem sie erst kurz vor dem Imaginalstadium in Kommunikation treten. Die Eileiter an und für sich erleiden dagegen um diese Zeit eine große Modifikation. Nachdem sie in ihrer ganzen Ausdehnung durchgängig geworden sind, macht sich im Eikelche, d. h. an ihrem vordersten viertheiligen Abschnitte, eine bedeutende Verlängerung geltend. Mag es dadurch zu einer Volumszunahme des Genitaldrüseninhaltes mit vermehrter Spannung der Hülle kommen, oder mögen andere Ursachen ins Spiel treten, welche sich unserer Erkenntnis entziehen, — Thatsache ist es jedenfalls, dass die äußere Kapsel des Eierstockes sich dabei von ihrer Insertion am Grunde des Eikelches löst, und hiermit eine weite Lücke mit zerrissenen Rändern frei lässt, aus welcher die am Kelche hängenden Eiröhren ohne Weiteres hervorquellen. Kaum ist aber der Widerstand gebrochen, den die feste Kapsel bisher jeder Dislokation entgegenstellte, so schnellt das lose Ende des Eileiters gegen die feste Ansatzstelle am Uterus zurück, und zieht auf diese Weise die Eiröhren vollends aus der Umhüllung, welche sie auf engem Raume zusammenpresste. Mit der Verkürzung geht nachweisbar eine bedeutende Verbreiterung der paarigen Eileiter einher. Wir sind aber selbstverständlich weit davon entfernt desshalb den ganzen Vorgang auf eine einfache Elasticitätserscheinung zurückführen zu wollen, und stehen nicht an zuzugeben, dass mannigfache Zeichen auf einen ausgiebigen Schwund noch junger Gewebselemente hinweisen.

Unvergleichlich komplicirter stellt sich die endgültige Systematisirung der Vagina mit der Begattungstasche und dem Receptaculum seminis. Zur Zeit der Verpuppung war dieselbe zu einem längeren Rohre gediehen, welches mit einer vorderen und einer hinteren Genitalöffnung nach außen mündete. Dorsal gingen von ihr eine vordere und eine hintere blasige Auftreibung, als rudimentäre Bursa copulatrix und eben solche Samentasche aus (Fig. 11). Es muss jedoch betont werden, dass während Anfangs diese blasigen Auftreibungen

der Vagina mit einer weiten Basis aufsaßen, welche beinahe der ganzen Ausdehnung letzterer gleichkam, nach und nach von den freien Enden aus eine immer tiefere Abschnürung gegen die Mitte zu vordringt. Und indem hier, wie in einer neutralen Zone, der Ausdehnungsprocess, dem die gegenständigen Blasen *b.c* und *r.s* ihre Entfaltung verdanken, ganz stille steht, — bleibt eine Einsattelung zurück, welche die nun sehr verengten Zugangsöffnungen von einander trennt.

Diese beiden Ostien liegen also zuerst eines hinter dem anderen in der dorsalen Wand der Vagina. Bald darauf verändern sie aber ihre gegenseitige Stellung, wie es scheint, in Folge eines entsprechenden Zuges seitens der Flügelmuskeln (*m*, Fig. 7), welche mit breitem Ansatze zum ersten Imaginalscheibenpaare treten. Letztere geben nämlich ihren Zusammenhang mit dem intervisceralen Muskelnetze, der übrigens sichtlich zu zerfallen beginnt, jetzt ganz auf, und ihr junges, proliferirendes Mesodermalgewebe schiebt sich vollständig zur Vagina heran, deren Wände sowie die Wurzeln der Samen- und Begattungstasche mit Rings- und Längsfasern überkleidend. Daher ist auf Fig. 8 von ihren früheren fächerartigen Ansätzen nichts mehr zu erblicken. Den veränderten Zugsrichtungen, welche solch eine Verlagerung mit sich bringen muss, ist es aber wohl zuzuschreiben, wenn das vordere freie Ende der Begattungstasche nun meist nach hinten zurückgeschlagen erscheint, ihre Wurzel dagegen — von einem Stiele kann noch nicht die Rede sein, da die Kommunikation mit der Scheide durch ein einfaches Loch, nicht durch einen Kanal vermittelt wird — nach links rückt, während die Wurzel der Samentasche umgekehrt nach rechts zu liegen kommt.

Alles dieses erklärt übrigens noch immer die Hauptfrage nicht, die sich jedem denkenden Beobachter sogleich aufzwingen muss: wie es denn komme, dass die vordere Genitalöffnung, welche bei der jungen Puppe direkt in das Vaginalrohr führt, später mit demselben jede Gemeinschaft verliert, und statt dessen mit der Begattungstasche eine neue Verbindung eingeht? . . .

Um diesen dunklen Punkt zu beleuchten, müssen wir jedoch einen Schritt zurückkehren und uns noch einmal bei jener Entwicklungsphase aufhalten, welche ungefähr dem Übergange ins Puppenstadium entspricht. Querschnitte in ununterbrochener Reihenfolge von vorn nach hinten werden unseren Zwecken am besten dienen. Und an solchen werden wir ohne große Mühe entdecken, dass, noch ehe das Niveau der ersten Genitalöffnung erreicht ist, die linke

Falte der rudimentären Begattungstasche (*p.c.b* in Fig. 10*e*) eine auffallende Verlängerung und Verdickung erfahren hat. In Fig. 10*f* hat sie geradezu das Aussehen eines soliden Auswuchses angenommen, der sich auf die darunterliegende, homonyme Faltung der Vagina stützt und wenige Schnitte weiter (Fig. 10*g* und 10*h*) können wir ihn Schritt für Schritt verfolgen, wie er das Epithel des Scheidenkanals seitlich durchbricht, um dessen Lichtung zu erreichen. Stellt man sich nun vor, dass dieser solide Auswuchs von oben nach unten ausgehöhlt wird, so ist dadurch ein seitliches Verbindungsrohr zwischen rudimentärer Begattungstasche und Scheidenkanal gegeben — unbeschadet der älteren direkten Kommunikationsstelle, welche in Fig. 10*e* und 10*f* dargestellt ist. Unmittelbar darauf verwachsen mit einander zwei vorspringende Hautleisten des hier sehr verbreiterten Vaginalrohres in der Weise, wie es die punktirte Demarkationslinie *dmc* in Fig. 10*h* andeutet. Und hiermit ist auch der Sonderungsprocess beendigt, welcher jetzt also nicht nur die Begattungstasche vermittels eines eigenen seitlichen Verbindungsrohres in die vordere Genitalöffnung münden lässt, sondern auch das Vaginalrohr von derselben Öffnung ganz absperrt. In Folge der geschilderten Evolutionsweise muss der abgetrennte Vaginaltheil, welcher im Collum der Bursa copulatrix aufgeht, links liegen; und daher kommt es, dass, umgekehrt, zu dieser Zeit und an dieser Stelle Flächenansichten des Ausführungsapparates die Vagina immer etwas nach rechts verbogen zeigen.

In wie fern unsere Angaben mit den Vorstellungen Jackson's übereinstimmen, ist nicht leicht zu entscheiden, da gerade über diese merkwürdige Evolutionsphase der genannte Autor mit wenigen Worten wegsetzt. The bursa copulatrix is at first a pyriform vesicle, with no stalk at all worth mentioning, heißt es auf p. 163 seiner Abhandlung. Wenige Zeilen weiter wächst the stalk or duct of the vesicle considerably in length, and becomes well marked off from the vesicle itself. Es ist also ein Zweifel zulässig, ob dieser stalk nicht etwa mit der primitiven Wurzel der Begattungstasche verwechselt wird, der eine ganz andere Bestimmung reservirt ist; jedenfalls ist aber nirgends angedeutet, auf welche Weise dieser Stiel zur vorderen Genitalöffnung gelange, welche noch immer mit der Scheide in Verbindung steht. Unsererseits mag es nicht überflüssig sein, die vorausgegangene Schilderung noch durch Fig. 12 zu ergänzen, welche einen dicken Längsschnitt des Ausführungsapparates

von einer wenige Tage alten Puppe vorstellen soll. In *ov.p* ist der linke Eileiter noch sichtbar, der blind gegen den Eigang *ov.c* endigt. Letzterer liegt jedoch nicht mehr der ventralen Hypodermis, aus welcher er theilweise abgeschnürt wurde (Uterus), unmittelbar auf. Er hat sich vielmehr von derselben nicht unbeträchtlich abgehoben, und so konnte es nicht anders kommen, als dass seine zwei Kommunikationsöffnungen nach außen, vorderes und hinteres Genitalostium nämlich (*o.a* und *o.p*), um die ganze Länge des Abstandes zu röhrenartigen Kanälen ausgezogen wurden. Übrigens gehören in der Entwicklungsphase von Fig. 12 nicht mehr beide Genitalöffnungen zum Eigang. Denn wir ersehen aus derselben, dass der Oviduct sich vom vorderen Genitalkanal *c.b* schon ganz abgeschlossen hat, und nur hinter seiner linken Wand denselben durchscheinen lässt, wie er zum Körper der Begattungstasche *b.c* sich eben begiebt. Nichtsdestoweniger unterhält letztere noch immer eine direkte Verbindung mit dem Eigange, welche durch die Fig. 12 im Profile wiedergegeben ist, und von der Fläche aus in Fig. 14 gesehen werden kann. Hier erscheint — nachdem das Receptaculum seminis *r.s* aus seiner natürlichen Lage, wie sie in Fig. 13 dargestellt ist, nach rechts zurückgeschlagen wurde — die direkte Kommunikation zwischen Eigang und Begattungstasche als ein rundes, kaum etwas spiralig verzogenes Loch *c.s.* Aber sobald die Bursa sich entschiedener der linken Seite zuneigt, werden die Ränder des Loches zu einem Röhrchen weiter ausgezogen (*c.s* in Fig. 16), welches, allmählich verlängert (Fig. 15) und verstärkt (Fig. 19), schließlich das bleibende Samenkanälchen vorstellt (s. Fig. 20).

Von den übrigen Anhangsgebilden des weiblichen Ausführungsapparates haben wir nur wenig mehr zu berichten. Das Receptaculum seminis bläht sich zu einer in Gestalt mannigfach variirenden Sammelblase auf, von welcher noch eine tubuläre Drüse mit meist zweigetheiltem Ende ausgeht. Auch die Kittdrüsen entfalten je einen langen membranösen Schlauch, der zu reich verästelten Drüsentubulis führt. Die secernirenden Theile bewahren noch während des Imaginallebens Cylinderepithel, während der innere Belag jener Partien, welche das fertige Sekret sammeln und dabei eine weite Ausdehnung erfahren, aus Pflasterzellen besteht. Auch muss es ganz naturgemäß erscheinen, dass eine stärkere muskuläre Umhüllung überhaupt sich besonders dort vorfindet, wo die Weiterbeförderung eines voluminösen, flüssigen oder soliden Inhaltes erheischt wird: an den secernirenden Enddrüsen sind Muskelfäden sehr selten oder fehlen gänzlich.

Nach diesen kurzen Daten allgemeinen Charakters mag zum Schlusse nur noch eine specielle Erörterung über die Begattungstasche folgen, deren Funktionirung auf den ersten Blick wenigstens nicht recht einleuchtend ist. Es muss z. B. auffallen, dass das Samenkanälchen so sehr nahe der trichterförmigen Kopulationsöffnung abgeht; und es begreift sich schwer, wie dieses Verhalten zur Entfaltung einer verhältnismäßig so weiten Sammelblase passen soll. Auch ist es mehrfach schon hervorgehoben worden, dass die Begattungstasche nicht einen einfachen Sack vorstellt, da ihr Inneres verschiedene eingestülpte Membranen zu bergen scheint, deren Bestimmung nicht abzusehen ist. Nach unseren Beobachtungen verhält sich nun die Sache sehr einfach.

Vor Allem sei daran erinnert, dass, wenn die zwei Genitalöffnungen, welche im Anfange der Puppenperiode ganz nahe hinter einander lagen, bei der Imago von einem viel weiteren Abstande getrennt sind, — dieses wohl ausschließlich auf Rechnung einer Verrückung des hinteren, des Oviductalostiums, zu setzen ist. Vergleicht man Fig. 11 mit Fig. 12, so wird man leicht gewahr, dass die hintere Genitalöffnung, welche bei Beginn des Nymphalstadiums vor den Kittdrüsen zu stehen kam, zwei Tage später sich weit hinter denselben befindet. Der gemeinsame Ausführungsgang derselben, welcher unmittelbar nach seinem Verschlusse zu einem Kanale sich von hinten nach vorn richtete, um zum Eigange zu gelangen, muss nach wenigen Tagen die verkehrte Richtung — von vorn nach hinten — einschlagen, um sein Ziel zu erreichen. Und diese Dislokation geht so weit, dass die Mündung des Oviductes zuletzt an die Analöffnung stößt, und mit dieser gemeinsam die Spitze der terminalen Bauchpapille durchbricht. Die vordere Genitalöffnung ändert unterdessen ihre Lage nicht. Wohl verkürzt sich aber der Kanal, der von ihr zum Körper der Begattungstasche führt, und dabei erleidet er, unmittelbar unter der Insertion des Samenkanälchens, eine bedeutende Verengerung (*c.b* in Fig. 17 und Fig. 19), welche bei der Weite der anstoßenden trichterförmigen Kopulationsmündung um so auffälliger erscheinen muss.

Die Lichtung dieses verengten Bursalductus ist aber nicht kreisförmig im Durchschnitte, sondern mehr rinnenartig, indem eine dünne biegsame Hälfte der Wandung über das viel stärkere untere Wandsegment einsinkt, das durch eine starre Cuticularschicht (*ct* in Fig. 18) jede Biegsamkeit verloren hat. Die seitlich vorspringenden Ränder dieser cuticulären Halbrinne können sogar derart anwachsen,

dass sie die Gegenwart wirklicher Längsleisten (*i.ct*, Fig. 19) in der Flächenansicht vortäuschen. Wo dieselbe aber aufhört und eine zartere Cuticularhülle an ihre Stelle tritt, stülpt sich der unterste Theil der laxen Begattungstasche eine Strecke über dem steifen Ductus um (Fig. 19), wodurch eine klappenartige Invagination zu Stande kommt, welche die Einfuhr der männlichen Befruchtungsmasse zulässt, aber deren Wiederausfluss verhindert.

Der in die Begattungstasche gelangte Samen kann aber nicht ohne Weiteres vom Canaliculus seminalis aufgenommen werden. In der zweiten Hälfte der Puppenperiode scheiden die Bursalwände ein glattes Häutchen ab, welches gegen den blinden Grund des Organs immer zarter wird, und am äußersten Ende stellenweise auch ganz aufhört. Da die Wände der Begattungstasche aber noch immer sich zu erweitern fortfahren, trennt sich diese nymphale Cuticula als ein etwas schmälerer, doch zusammenhängender Sack mit lückenhaftem Grunde vom Wandepithel ab, und letzteres überzieht sich gleich darauf mit einer neuen imaginalen Cuticula, von welcher zahllose winzige Dornen und Stacheln hervorstehen. Die nymphale Cuticula trennt sich bis tief in den Bursalductus ab, so dass die früher von ihr verklebte Mündung des Samenkanälchens nun ganz offen steht; sie wird aber bei der letzten Häutung nicht mit den übrigen Exuvien ausgestoßen und entfernt, sondern verharrt an Ort und Stelle. Daraus folgt, dass der eingeführte Penis den Samen nur in den aus nymphaler Cuticula bestehenden Sack ejaculiren kann; dass unter den Kontraktionen der eigentlichen Bursalwände — mögen sie aktiv oder auch bloß passiv sein — der eingespritzte Samen durch die Lücken am Grunde dieses Cuticularsackes ausgepresst wird, und dass schließlich die ausgepressten Samenschläuche — bei ihrem Niedersteigen längs den Seitenwänden bis zur Mündung des Samenkanälchens — durch die stachelige imaginale Cuticula mechanisch ihrer membranösen Umhüllung entblößt werden und sich in einzelne Samenfäden auflösen.

Als Resultat der vorliegenden Untersuchungen lassen sich also folgende Schlusssätze aufstellen:

1) Schon während der ersten Larvenperioden werden seitlich am achten und neunten Abdominalsegment vom weiblichen Bombyx mori zwei Paar ektodermaler Keim- oder Imaginalscheiben erkennbar, welche, gleichwerthig mit den vier Zapfen aus dem Herold'schen

Organ vom Männchen, aus embryonalen Bauchanhängen abgeleitet werden müssen. Während aber die männlichen Imaginalscheiben sich nach außen entfalten und den Penis sammt seinem Präputium liefern, evolviren die weiblichen Keime nach innen.

2) Während der fünften Larvalperiode konvergiren die vier weiblichen Imaginalscheiben gegen die ventrale Medianlinie, und stoßen ungefähr an der Segmentalfalte zwischen achtem und neuntem Bauchringe zusammen.

3) Die zwei vorderen Scheiben — je ein weitmündiges, elliptisches, von einer Längsleiste durchzogenes Einstülpungsbläschen vorstellend — richten sich in der Medianlinie gegen einander empor und begrenzen so, wie die Schalen einer halboffenen Muschel, einen Innenraum, der nach außen in seiner ganzen Länge offen steht, aber durch die zwei seitlichen Längsleisten, welche stellenweise konfluiren, in zwei über einander liegende Etagen zerfällt. Die obere Etage wächst vorn und hinten in je eine Blase aus, die Rudimente der Begattungs- und der Samentasche, welche gesondert mit der unteren Etage kommuniciren. Die Kommunikationsöffnung der ersteren wird seiner Zeit zum Samenkanälchen ausgezogen; jene der letzteren verschmälert sich zum Stiele der Samenkapsel.

4) Die untere Etage des aus den vorderen Imaginalscheiben entstandenen Hohlraumes liegt in einer Flucht mit einer hypodermalen Doppelfalte, welche von ihr bis zu den Wurzeln der Genitalstränge sich erstreckt, rinnenartig sich einbuchtet, und durch Verschmelzung der freien Ränder zum tubularen Uterus wird. Der Uterus ist daher eine rein ektodermale Bildung.

5) Der Uterus endigt blind nach vorn, wo er von den Genitalsträngen seitlich umfasst wird. Nach hinten kommunicirt er mit der noch offenen unteren Etage des unter 3) erwähnten Hohlraumes, welche am entgegengesetzten Ende vom Querschenkel einer zweiten, diesmal H-förmigen Hautfaltung begrenzt wird. Vom Uterus rückwärts schreitend verschmilzt auch diese untere Etage an ihren freien Rändern zur Vagina, lässt aber zwei Mündungen nach außen frei: die vordere und die hintere Genitalöffnung.

6) Oben genannte H-förmige Hautfalte stellt eine brückenartige Verbindung zwischen dem vorderen und dem hinteren Paare von Imaginalscheiben her. Die hinteren Imaginalscheiben verwachsen aber nicht mit einander, wie das vordere Paar. Sie verwandeln sich jede für sich zur Sammelblase und zu den secernirenden Tubulis je einer der zwei Kittdrüsen, welche demnach eben so gesondert

in eine vom hinteren Abschnitte der H-Falte gebildete Hautfurche einmünden. Letztere schließt sich von hinten nach vorn zum gemeinschaftlichen Ausführungsgange derselben, und verschmilzt am vordersten Ende mit der Oviductalöffnung.

7) Während Anfangs sowohl vordere als hintere Genitalöffnung in die Vagina führten, bildet sich später ein seitliches Verbindungsrohr zwischen Begattungstasche und vorderer Genitalöffnung, welche sich gleichzeitig von der Vagina abtrennt.

8) In strikter Homologie zum hinteren Hodenstrange, der an seinem vordersten und an seinem hintersten Ende eine kleine Lichtung — wohl als Rest von primitiven Cölomsäckchen (Wheeler's Terminalampullen) — führt, kann man auch beim weiblichen Genitalstrange das Persistiren ähnlicher Hohlräume nachweisen. Die vordere Ampulle wird zum viertheiligen Eierkelche; die hintere tritt an der zweiten Krümmung auf, welche der weibliche Genitalstrang kurz vor seiner Insertion am hinteren Rande des siebenten Abdominalsegmentes beschreibt.

9) Die hintere Terminalampulle der weiblichen Genitalstränge dient — im Gegensatze zu jener der Hodenstränge — keinen besonderen Emanationen zum Ausgangspunkte, wenn nicht etwa dem äußersten Endabschnitte der Eileiter, welcher mit dem Ductus ejaculatorius gleichwerthig zu sein scheint. Dieses negative Verhalten steht wohl in Beziehung zur tiefen Involution, welche die Eileiter in ihrer ganzen Ausdehnung während des Nymphalstadiums erleiden.

10) Zwischen männlichen und weiblichen Anhangsorganen der Geschlechtsausführungsgänge besteht gar keine Homologie, indem jene des Männchens mesodermalen Ursprungs sind, jene des Weibchens dagegen rein ektodermal entstehen. Was die Muskelhäute der weiblichen Anhangsorgane und Ausführungsgänge betrifft, so ist hervorzuheben, dass jene des Uterus von den Genitalsträngen abstammen, während die Derivate des vorderen und des hinteren Imaginalscheibenpaares aus besonderen Zuzügen des intervisceralen Muskelnetzes ihren Bedarf erhalten.

Padua, den 28. März 1896.

Erklärung der Abbildungen.

(Mit Ausnahme von Fig. 9 und 20 sind alle übrigen bei gleicher, etwa 50facher Vergrößerung mit Camera clara entworfen.)

Tafel XXX.

Fig. 1. Eine Imaginalscheibe aus dem neunten Bauchsegmente, am Ende der fünften Larvenperiode, im Querschnitt gesehen. *g.p*, ektodermaler Keim; *ip*, Hypodermis; *ct*, Cuticula.

Fig. 2. Eine Imaginalscheibe aus dem achten Bauchsegmente, zwei Tage nach begonnener Spinnreife, im Längsschnitt gesehen. *g.a*, ektodermaler Keim; *tr*, Trachee; *ct*, Cuticula.

Fig. 3. Eine Imaginalscheibe aus dem neunten Bauchsegmente derselben Raupe wie die vorhergehende, ebenfalls im Längsschnitt. *g.p*, ektodermaler Keim; *ip*, Hypodermis; *ct*, Cuticula.

Fig. 4. Rechte Bauchseite einer fast spinnreifen Raupe mit relativen Imaginalscheiben. *l.m.v*, ventrale Medianlinie; *sg*, achtes, neuntes und zehntes Bauchsegment; *g.a*, vordere Imaginalscheibe; *g.p*, hintere Imaginalscheibe; *lig*, Muskelband derselben; *pl.intersg*, Segmentalfalte; *lev.a*, Musculus levator ani.

Fig. 5. Hautfaltensystem, welches die Imaginalscheiben unter einander und mit den Wurzeln der Genitalstränge verbindet, *pl.ivg*; *g.a* und *g.p*, vordere und hintere Imaginalscheiben; *m*, tracheenführende Bänder, welche vom intervisceralen Muskelnetze abstammen; *c.g*, zerfaserte Wurzeln der noch soliden Genitalstränge; *i.l.a*, Insertionsstellen der Muskelbündel vom Levator ani; die Intersegmentalfalten *pl.intersg* begrenzen den achten Bauchring vorn und hinten. Aus einer ruhenden Larve, welche ihren Kokon zu Ende gesponnen.

Fig. 6. Schnittserie durch das ventrale Abdominalsegment einer etwas älteren Raupe (fünf Tage nach der Spinnreife). *i.p*, Hypodermis; *ov.p*, Genitalstränge; *ov.c*, Eigang; *trf*, tracheenbildende Zellen; *b.c*, rudimentäre Begattungstasche; *r.s*, rudimentäre Samentasche; *m*, tracheenführende Muskelbänder; *s.t*, erste Genitalfurche; *tr*, Tracheen; *g.m*, Kittdrüsen; *cc*, gemeinsamer Ausführungsgang der Kittdrüsen; *s.l*, zweite Genitalfurche. Für die Reihenfolge der abgebildeten Querschnitte ist zu bemerken, dass *a* dem vordersten Schnitte entspricht, *b* dem 3., *c* dem 6., *d* dem 8., *e* dem 12., *f* dem 16., *g* dem 23., *h* dem 26., *i* dem 30., *l* dem 35., *m* dem 40., *n* dem 45., *o* dem 47., *p* dem 50., *q* dem 54., *r* dem 59., *s* dem 62., *t* dem 70. Die dicke Larvalcuticula ist überall weggelassen.

Fig. 7. Flächenansicht des accessorischen Sexualapparates aus einer angehenden Puppe. Die zwei vorderen Imaginalscheiben sind an ihrem inneren Rande verschmolzen und haben einen Hohlraum gebildet, der sich nach vorn zum Rudimente der Begattungstasche *b.c*, nach hinten zu jenem der Samentasche *r.s* erweitert. Die paarigen Genitalstränge *cg* sind noch solid, reichen aber in Folge einer Retraktion der zum Uterus invaginirten Hautfalten, bis fast zur Mitte des achten Bauchsegmentes herunter. Die Muskelbänder *m*, welche sich zum Eigange und dessen Anhangsgebilden (Begattungstasche, Samentasche und Kittdrüsen) begeben, differenziren sich schon zu zwei Schichten. Die Bündel

des degenerirenden Musculus levator ani verkürzen sich und verziehen die Oviductalöffnung nach hinten.

Fig. 8. Der nämliche Sexualapparat, aus einer drei Tage alten Puppe, ebenfalls von der dorsalen Seite gesehen. Die paarigen Eileiter *ov.p* sind, zufällig, noch immer solid, während der schon tubular geschlossene Eigang an seinem Grunde die zwei Genitalöffnungen *oa* und *op* durchscheinen lässt. Die Begattungstasche *b.c* ist von der Samentasche *r.s* vollständig getrennt und verlängert sich zu einem theilweise verdeckten Seitenauswuchse *c.b*, der später mit Ausschluss des Eiganges in die vordere Genitalöffnung *o.a* münden wird. Die mesodermalen Bündel *m*, welche im vorhergehenden Stadium mit vier fächerartigen Ansätzen herantraten, haben ihre Verbindung mit dem intervisceralen Muskelnetze aufgegeben und vertheilen sich nun über die Wände der Epithelialbildungen. Die Kittdrüsen *gm* sprossen an ihrem hinteren Ende und öffnen sich durch Vermittelung eines gemeinsamen Ausführungsganges *cc.gm* in die hintere Genitalöffnung *op*.

Tafel XXXI.

Fig. 9. Endigung eines soliden Genitalstranges *cg*, der mit fadenartig zugespitzten Ausläufern in die Intercellularsubstanz der Hypodermis *ip* ausgreift. Spinnreife Raupe. Vergr. 300 D.

Fig. 10. Schnittserie durch den accessorischen Sexualapparat einer angehenden Puppe. In *a* (erster Schnitt) senkt sich die Hypodermis *ip*, unter der hier nicht gezeichneten Larvenumhüllung von einer nymphalen Cuticula *ct* schon überzogen, zu einer ventralen Medianfurche *sl.m* ein. Zu beiden Seiten der letzteren sind die schief geschnittenen Enden der paarigen Eileiter *ov.p* erkennbar. In *b* (12. Schnitt) breitet sich die Medianfurche *sl.m* zu seitlichen Hauteinbuchtungen aus. Die paarigen Eileiter *ov.p* sitzen am blinden Grunde des Eiganges *ov.c* fest, während die äußerste Spitze der Begattungstasche *b.c* über demselben auftaucht. *c* und *d* (15. und 19. Schnitt) treffen den Eigang *ov.c* und die Begattungstasche *b.c* in ihrer vollen Lichtung. Der 22. Schnitt *e* zeigt wie Eigang und Begattungstasche mit einander kommuniciren. Letztere schiebt ihre linke Seitenfalte *p.c.b* hervor und verlängert sie zu einem soliden Auswuchse *cb* (vgl. den 25., 29. und 30. Schnitt *f*, *g*, *h*), der mit der darunter liegenden Seitenfalte des Eiganges sich verbindet. Indem dieser Auswuchs nachträglich hohl wird, bricht die Begattungstasche unmittelbar zum vorderen Genitalkanal durch, von welchem der Eigang *ov.c* in Folge Verwachsung der vorstehenden Ränder in *dmc* endgültig ausgeschlossen wird. Im 33. und 39. Schnitt (*i* und *k*) steht der Kanal *oa* noch weit offen, aber im 41. (*l*) wird eine umschriebene Verwachsung sichtbar, welche wie ein Vorhang vom Grunde des Eiganges sich nach unten senkt, und eine hintere Genitalöffnung *o.p* (siehe den 46. Schnitt *m*, sowie den 48. *n*) von der vorderen *o.a* abtrennt. Aus den zwei letzten Schnitten, dem 50. *o* und dem 53. *p* geht übrigens hervor, dass um diese Zeit der Eigang noch vor seiner äußersten Endigung, den gemeinsamen Ausführungsgang der Kittdrüsen *cc.gm* aufnimmt. Dieser Ausführungsgang theilt sich sofort in zwei paarige Schläuche *cp.gm*, von welchen die secernirenden Drüsentubuli *gm* ausgehen.

Fig. 11. Medianer Sagittalschnitt durch den accessorischen Sexualapparat einer jungen Puppe. Die Begattungstasche *b.c* und die Samentasche *r.s* kommuniciren sowohl unter einander als mit dem Eigange, welcher durch ein vorderes

und ein hinteres Loch *oa* und *op* nach außen offen steht. Letzteres hat seine Dislokation gegen die Analöffnung schon begonnen, und bedingt somit auch eine Verrückung der Kittdrüsen, welche nicht mehr in das hintere Genitalloch münden, sondern weiter oben in den Eigang sich ergießen.

Fig. 12. Ein ähnlicher Medianschnitt durch den accessorischen Sexualapparat einer zwei Tage alten Puppe. *ct.v*, Nymphalcuticula; *ct.n*, dünne Imaginalcuticula, die an den Genitalöffnungen *oa* und *op* in Fetzen aus einander weicht; *ov.p*, blinde Endigung des linken Eileiters; *ov.c*, Eigang, vom vorderen Genitalkanal schon vollständig abgeschlossen. Die Begattungstasche *b.c* hängt mit dem Eigange noch unmittelbar zusammen und öffnet sich in denselben; sie kommunicirt aber auch mit der vorderen Genitalöffnung vermittels eines Seitenkanales, der jenseits des Eiganges durchscheint. Die Samentasche *r.s* hat sich zu einem langen Stiele mit endständiger Samenblase reducirt. Der Ausführungsgang der Kittdrüsen *cc.gm* mündet in die dorsale Wand des Oviductes.

Die Zeichnung ist aus fünf Einzelschnitten zusammengestellt.

Tafel XXXII.

Fig. 13. Derselbe Apparat aus einer vier Tage alten Puppe, vom Rücken aus gesehen. Die Eiröhren *t.o* haben die Eierstockskapsel abgestreift; die paarigen Eileiter *ov.p* erscheinen sehr verkürzt, endigen aber noch blind gegen den Eigang *ov.c*. Die Begattungstasche *b.c*, deren Ausführungsgang links durchscheint, kreuzt sich über dem Eigange mit dem Receptaculum seminis, das rechts abgeht. Von den Kittdrüsen ist nur die linke eingezeichnet (*gm*).

Fig. 14. Derselbe Apparat aus einer sechs Tage alten Puppe, von der linken Seite aus gesehen. Von der Samentasche *r.s* ist nur der Stiel ersichtlich. Die Begattungstasche *b.c* hängt an den Rändern eines fast runden Loches *c.s* mit dem Eigange eng zusammen: dieses Loch wird beim späteren Auseinanderweichen der zwei jetzt anstoßenden Gebilde zum Samenkanälchen ausgezogen.

Fig. 15. Derselbe Apparat aus einer sieben Tage alten Puppe, von der Ventralseite aus gesehen. Die paarigen Eileiter *ov.p* haben sich fort und fort verkürzt, bis sie die bleibenden Dimensionen der imaginalen Tubae angenommen. An der Samentasche *r.s* erscheint die Sammelblase stark erweitert und geht von derselben eine drüsige Endportion aus. Auch in den Kittdrüsen sind die secernirenden Tubuli *g.m* von den Sammelschläuchen *sgm* sowie vom gemeinsamen Ausführungsgange nun scharf zu unterscheiden. Die Begattungstasche *b.c* hat sich vom Eigange zurückgezogen, bleibt aber mit demselben durch das Samenkanälchen *cs* in Verbindung.

Fig. 16. Trichterförmiger Zugang der Begattungstasche aus einer neun Tage alten Puppe. Der Genitalkanal ist noch cylindrisch in seiner ganzen Ausdehnung; das Samenkanälchen wird röhrenartig ausgezogen.

Fig. 17. Der Ausführungsgang *c.b* der Begattungstasche *b.c* verkürzt sich. und sein Wandepithel erleidet eine lokalisirte Verdickung mit entsprechend vermehrter Cuticularbildung. Aus einer zwölf Tage alten Puppe.

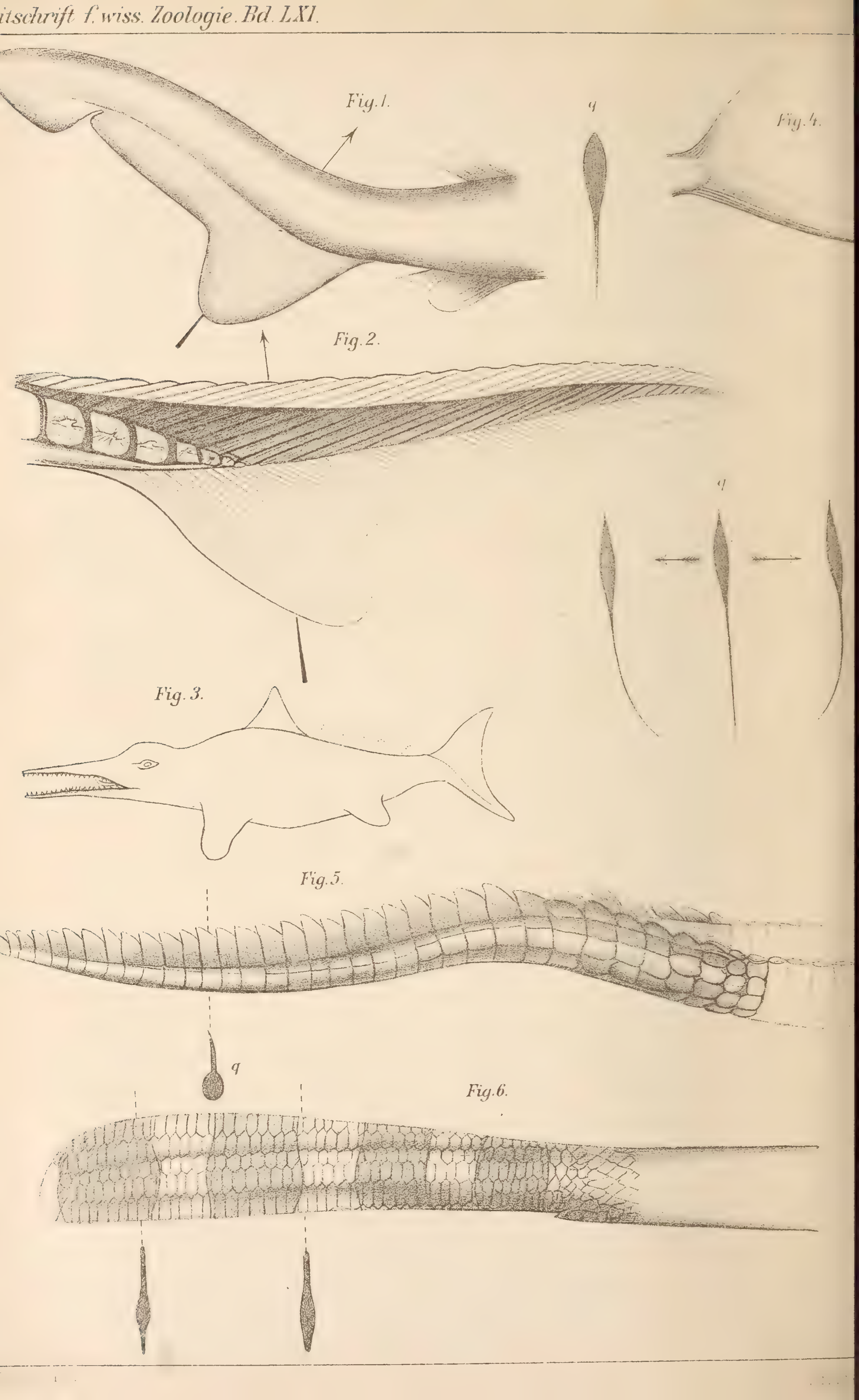
Fig. 18. Querschnitt des Ausführungsganges der Begattungstasche. in der Höhe der Einmündung des Samenkanälchens. *l*, Lichtung des Ausführungsganges; *ct*, stärkere cuticuläre Auflagerung der einen Wandhälfte; *cs*, Samenkanälchen, wie es Anfangs durch diese Auflagerung verschlossen bleibt. — Aus einer etwa eben so alten Puppe wie das vorhergehende Bild.

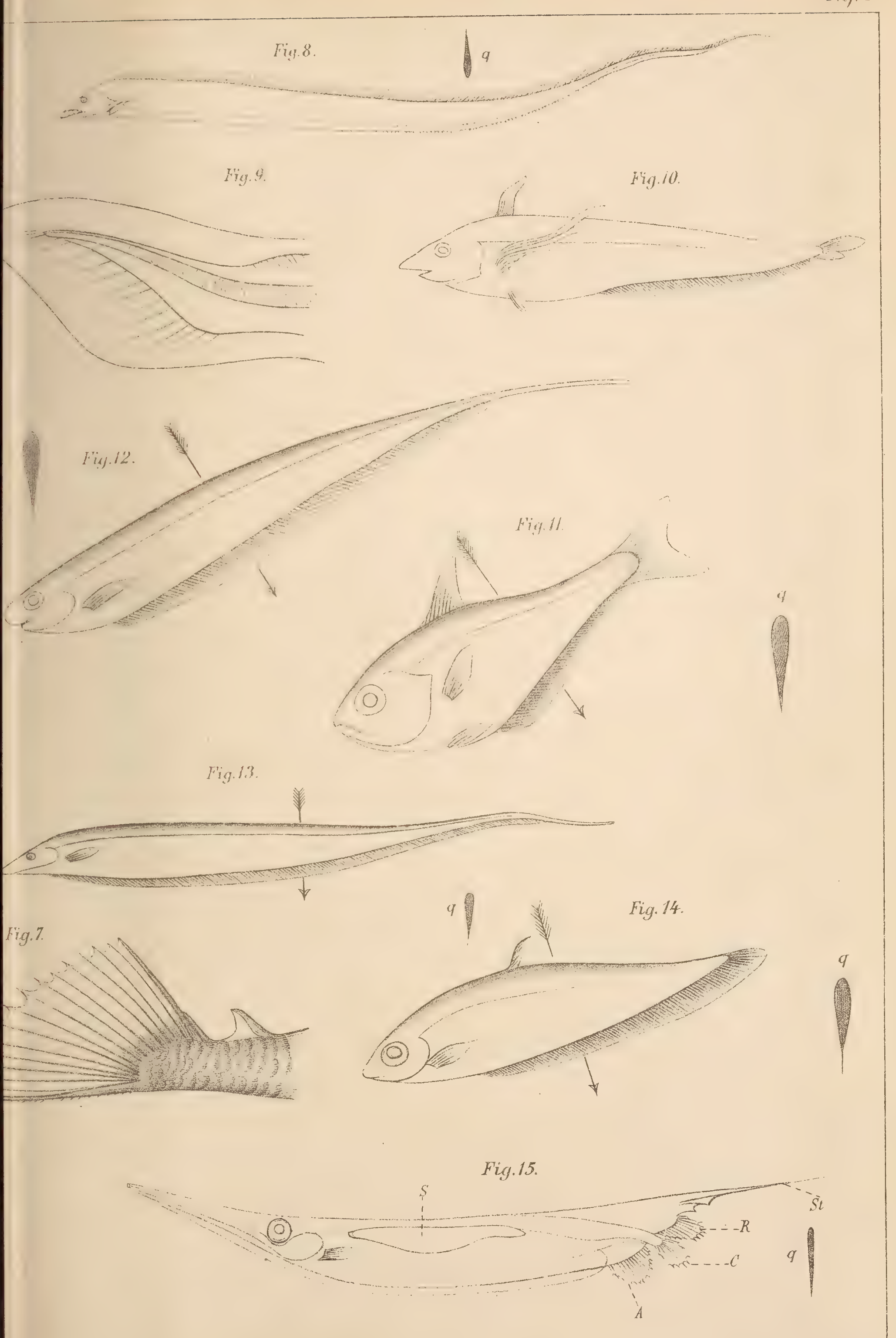
Fig. 19. Ausführungsgang der Begattungstasche (vorderer Genitalkanal) aus einem jungen Schmetterlinge. Ein nymphaler Cuticularsack *sct* hat sich von den eigentlichen Wänden der Begattungstasche (die einen besonderen imaginalen Überzug unterdessen acquirirt haben) ganz abgelöst; wo die versteifte Portion des Ausführungsganges aufhört, findet eine partielle ringartige Umstülpung der laxen Blasenwände nach unten statt, und geht von diesem Ringwulste das Samenkanälchen *cs* ab; die vorspringenden Ränder der Cuticularverdickung erscheinen im optischen Durchschnitte wie dünne Leisten *i.ct.*

Fig. 20. Sexualapparat einer befruchteten Imago. *t.o*, Eiröhren; *ovd*, paarige Eileiter oder Tubae; *ut*, Uterus; *vg*, Vagina; *o.f*, zu befruchtendes Ei; *r.s*, Samentasche; *b.c*, Begattungstasche mit ihrem Samenkanälchen; *gm*, Kittdrüsen. Vergrößerung 5 D.

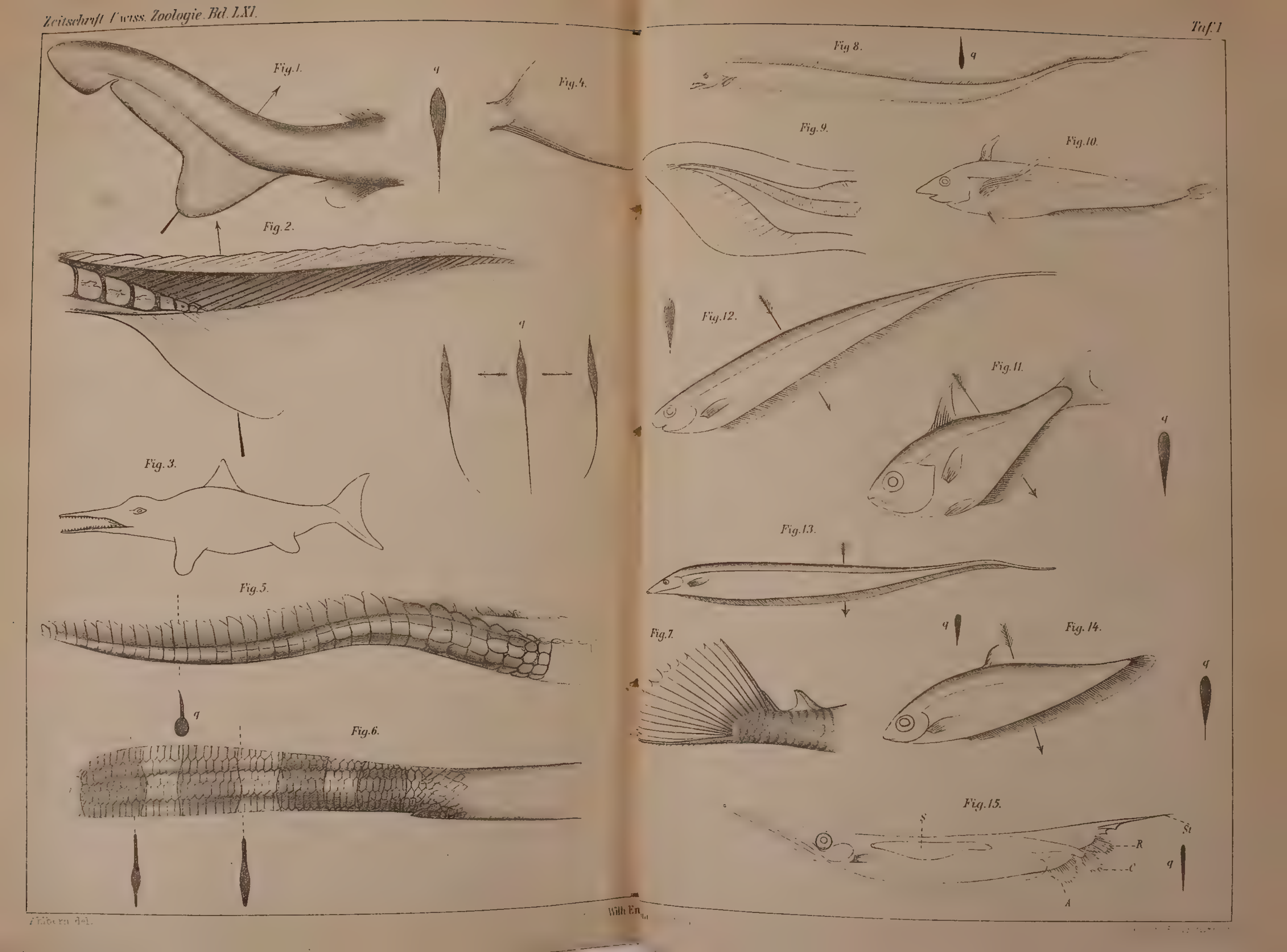
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.




Fig. 1.
q
Fig. 4.
Fig. 2.
q
Fig. 3.
Fig. 5.
q
Fig. 6.


Fig. 8.
q
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 12.
Fig. 11.
q
Fig. 13.
q
Fig. 14.
q
Fig. 7.
Fig. 15.
S
St
R
C
q
A





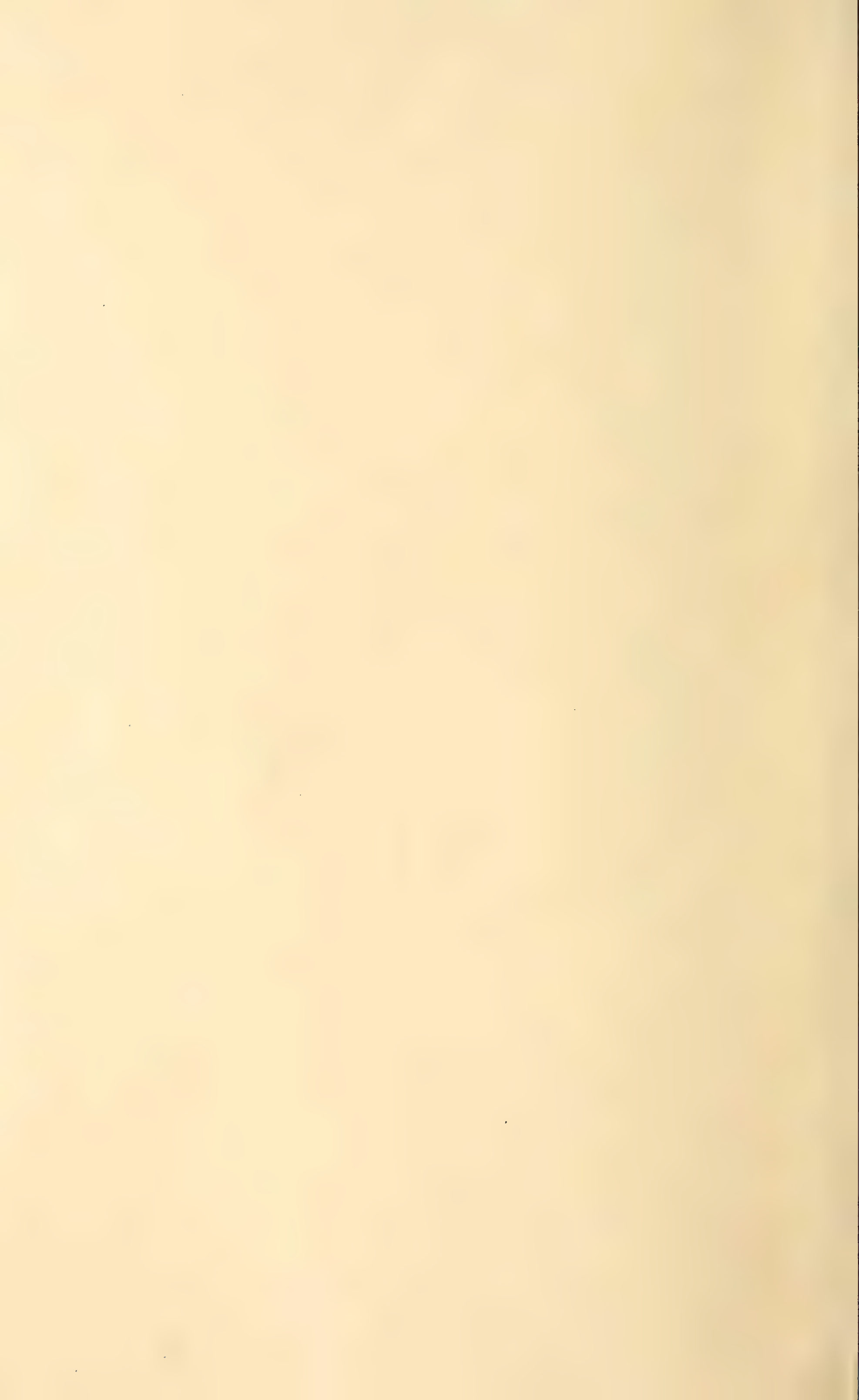
Zeitschrift f. wiss. Zoologie. Bd. LXI.
Taf. I
Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7.
Fig. 8.
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 11.
Fig. 12.
Fig. 13.
Fig. 14.
Fig. 15.
q
S
St
R
C
A





Fig.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.



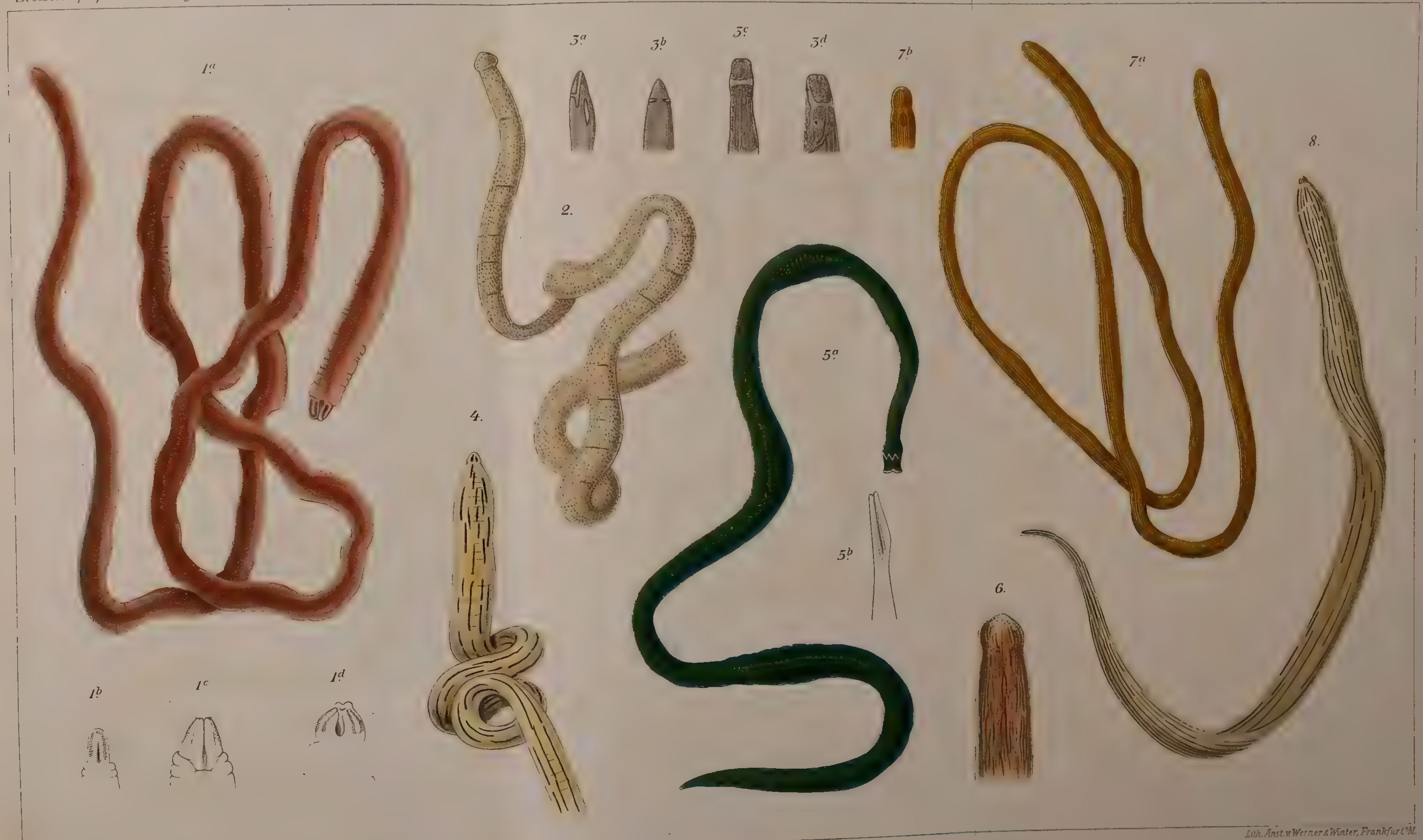
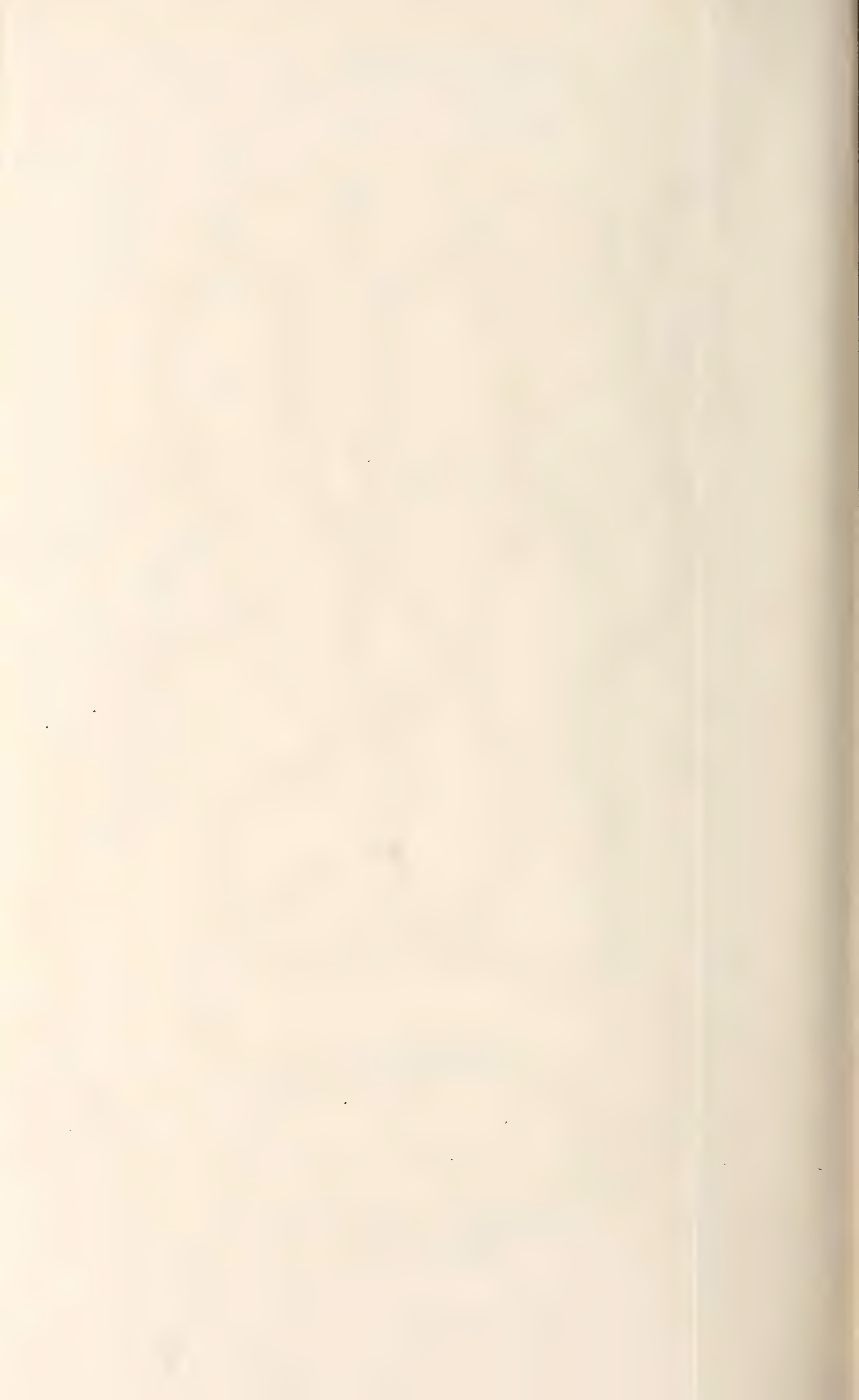
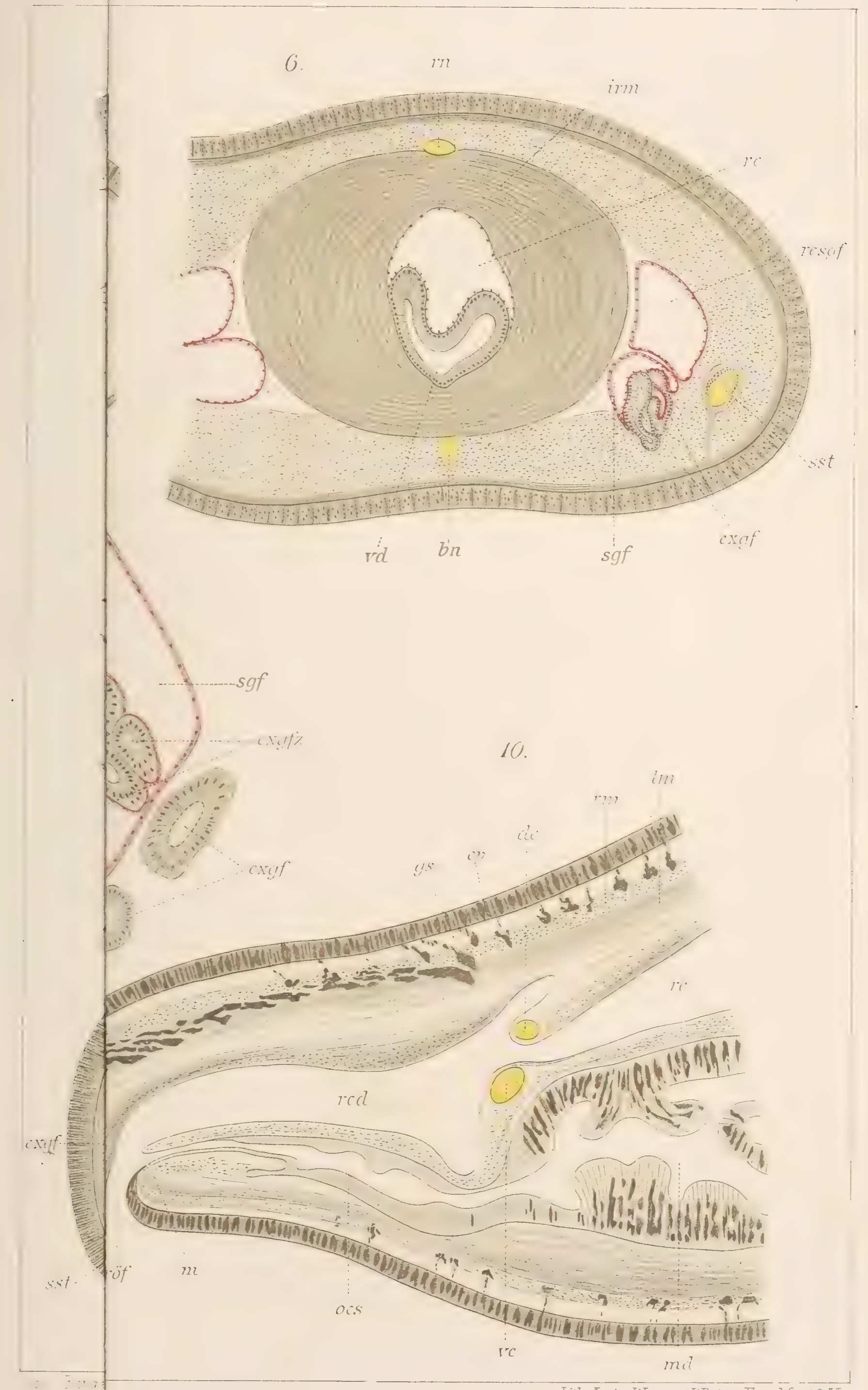


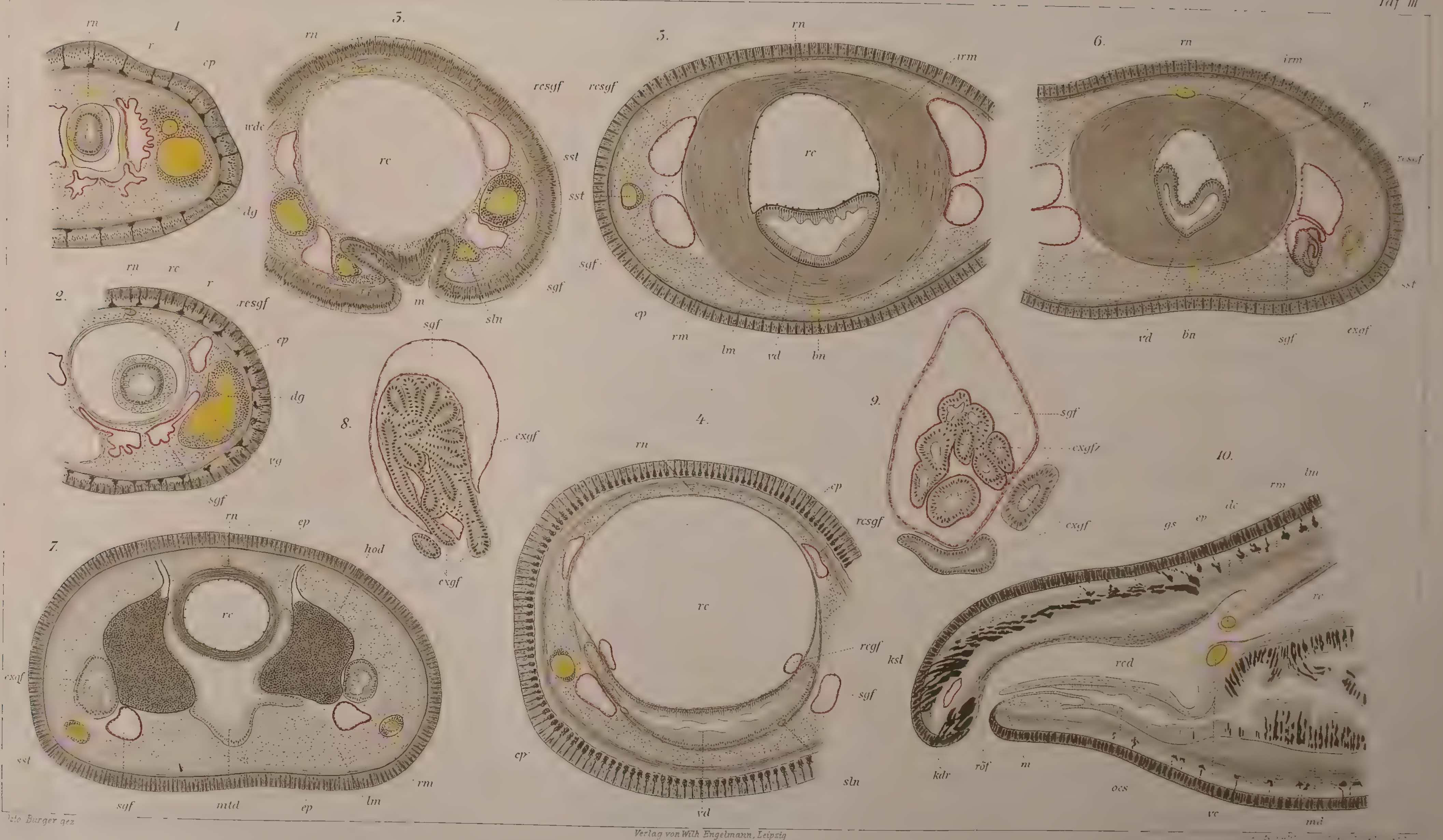
Fig 1,5,6,7 Moebius, Fig. 2,3,4,8 Bürger gem.
Verlag von Wilh. Engelmann, Leipzig
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.



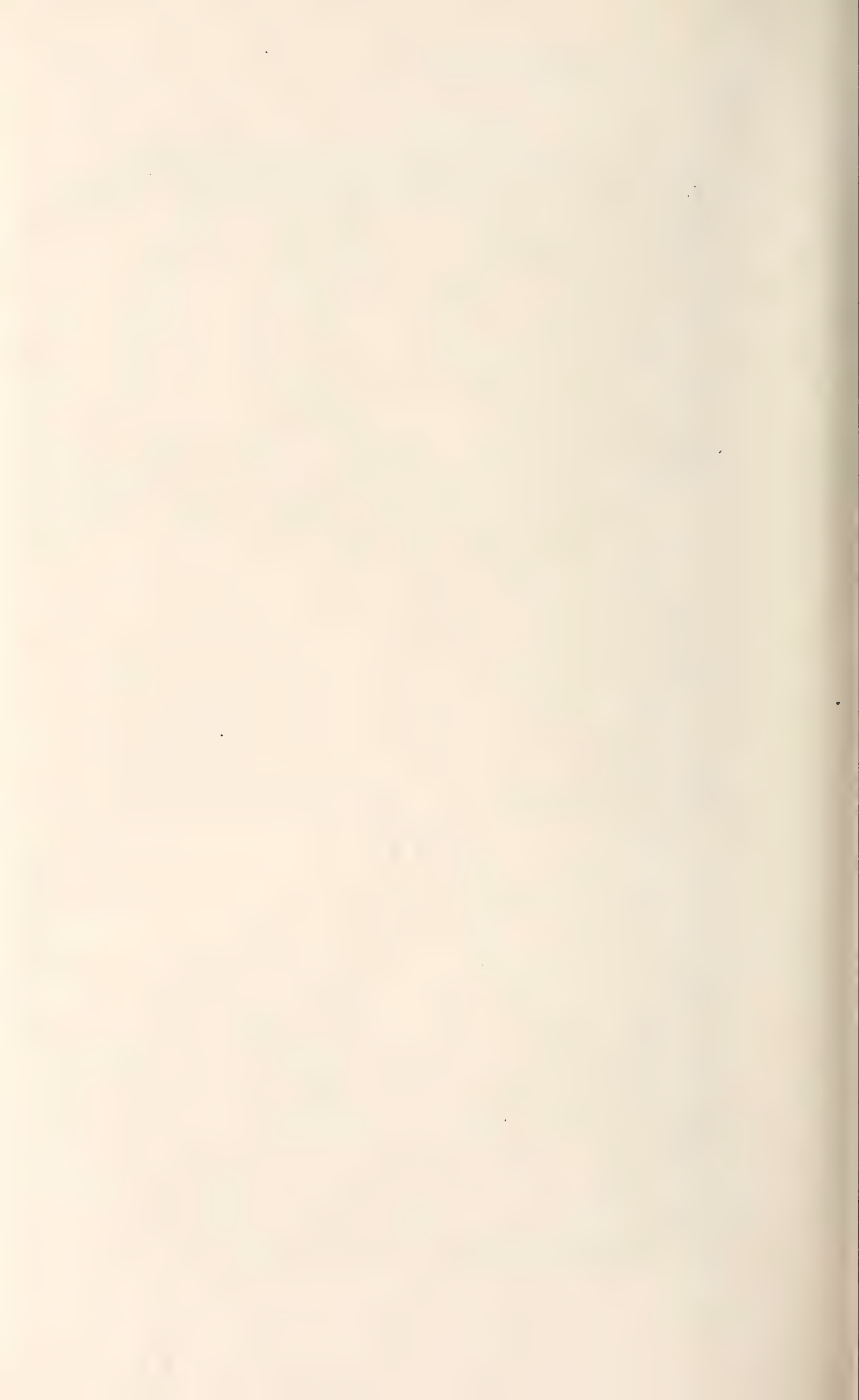


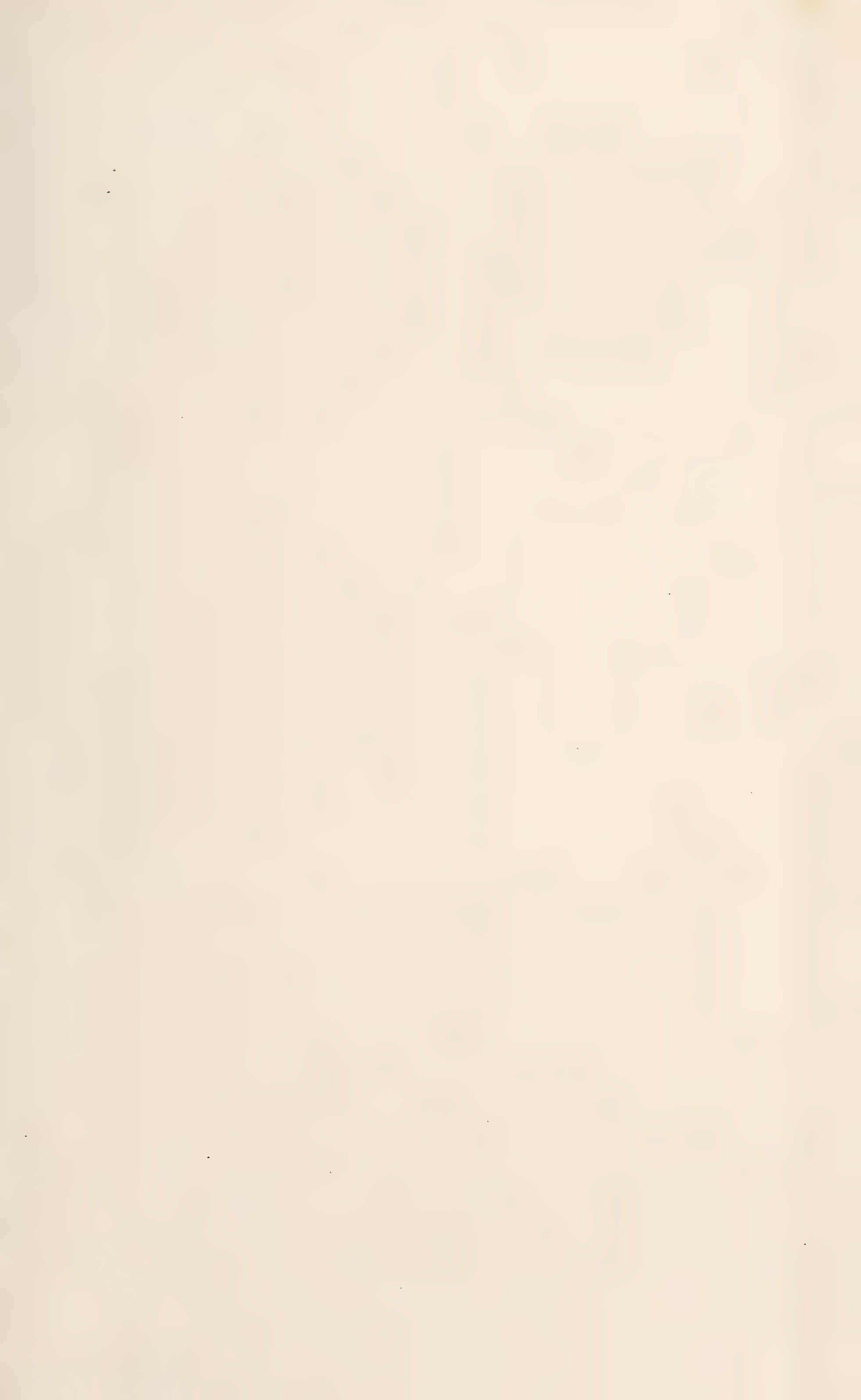
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

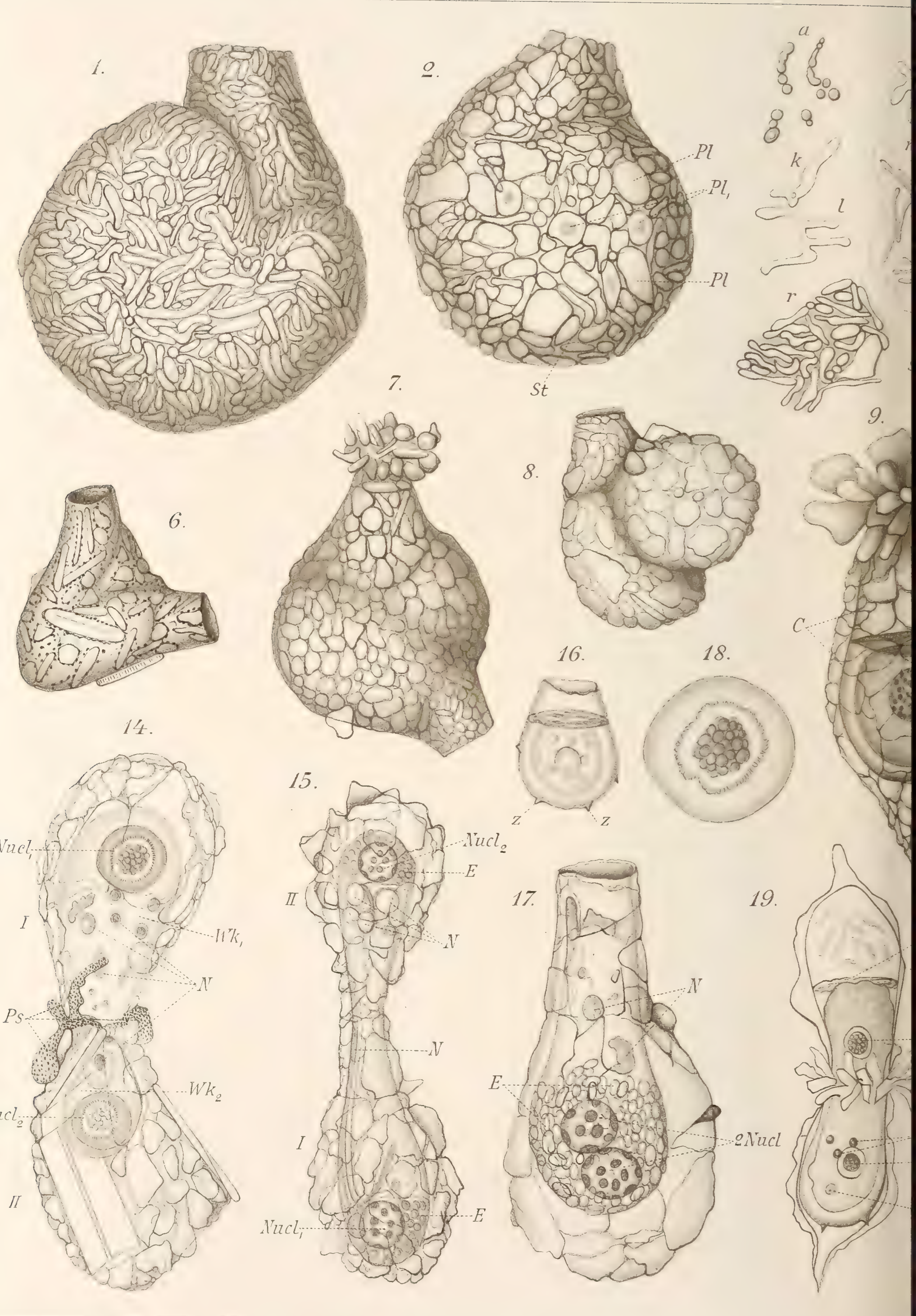




Otto Burger gez.
Verlag von Wilh. Engelmann, Leipzig

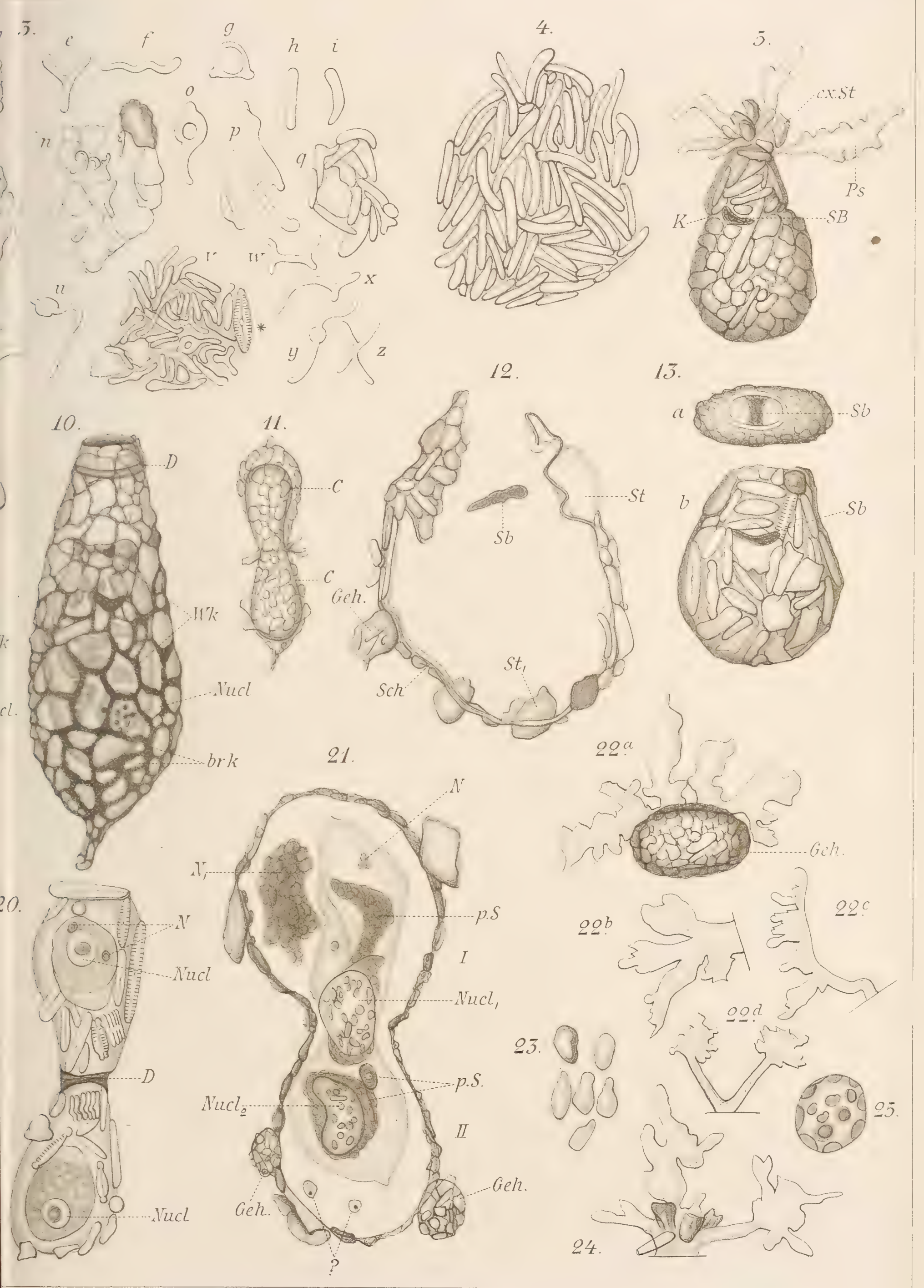






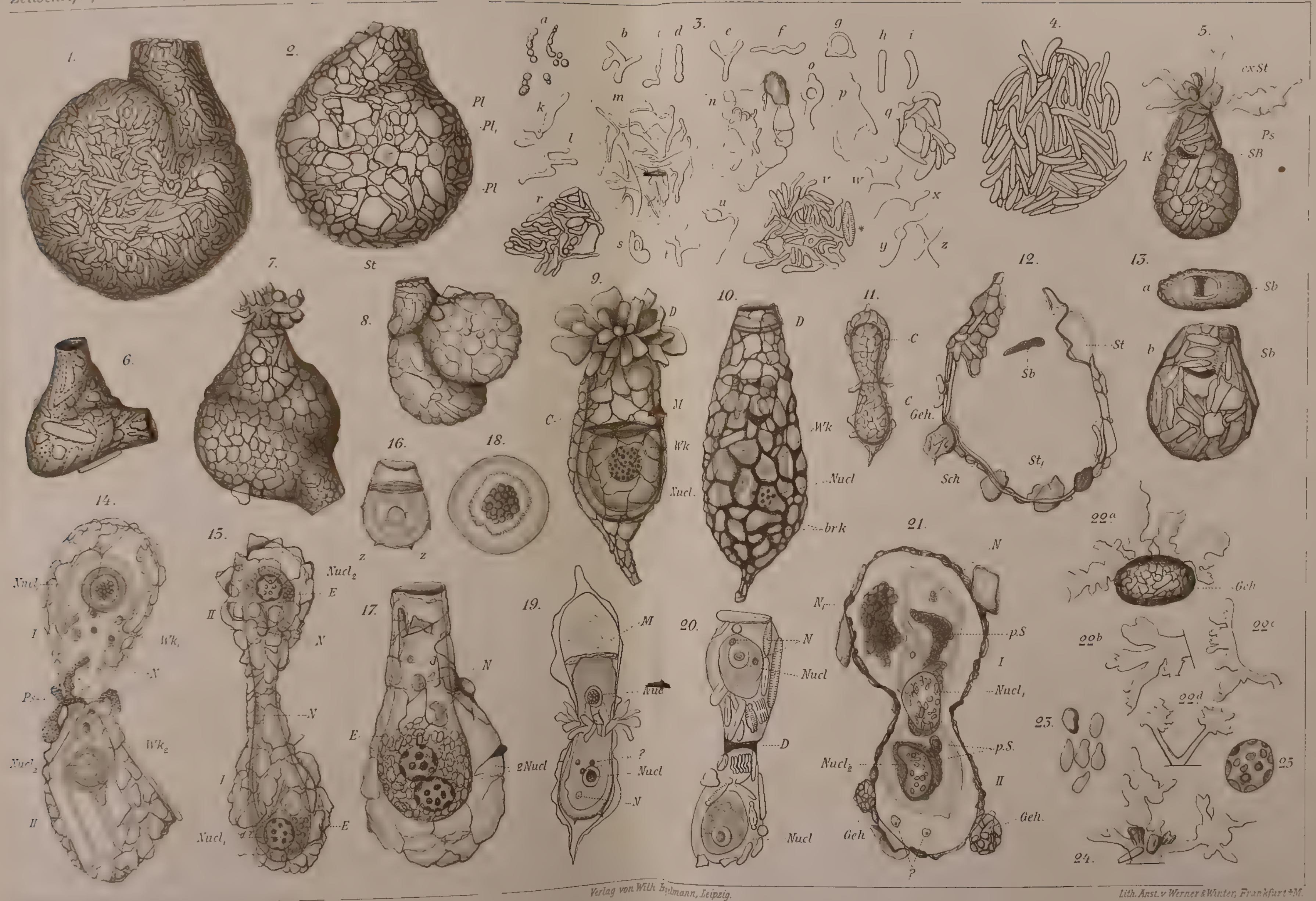
Rhumbler gez.

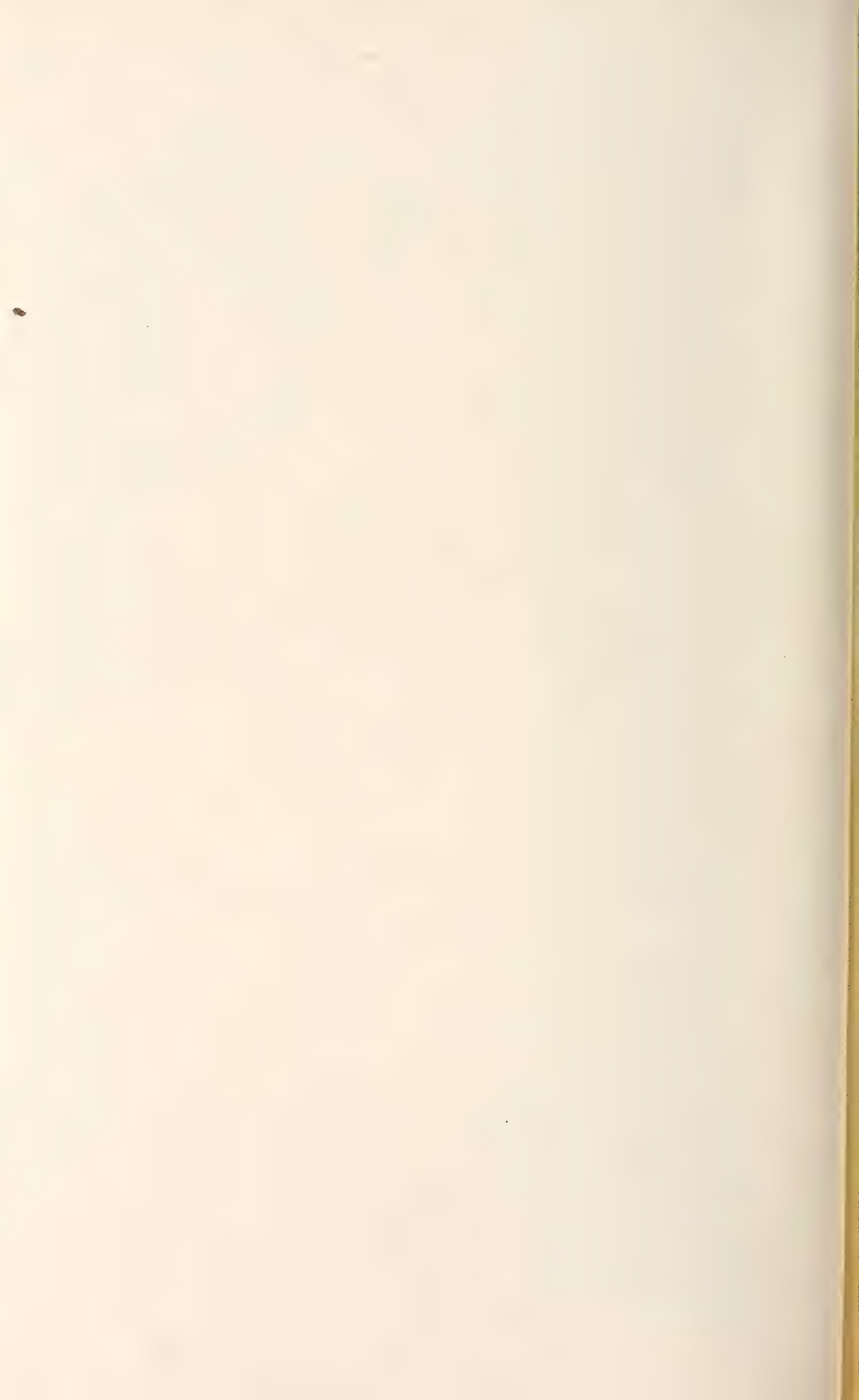
Verlag vo

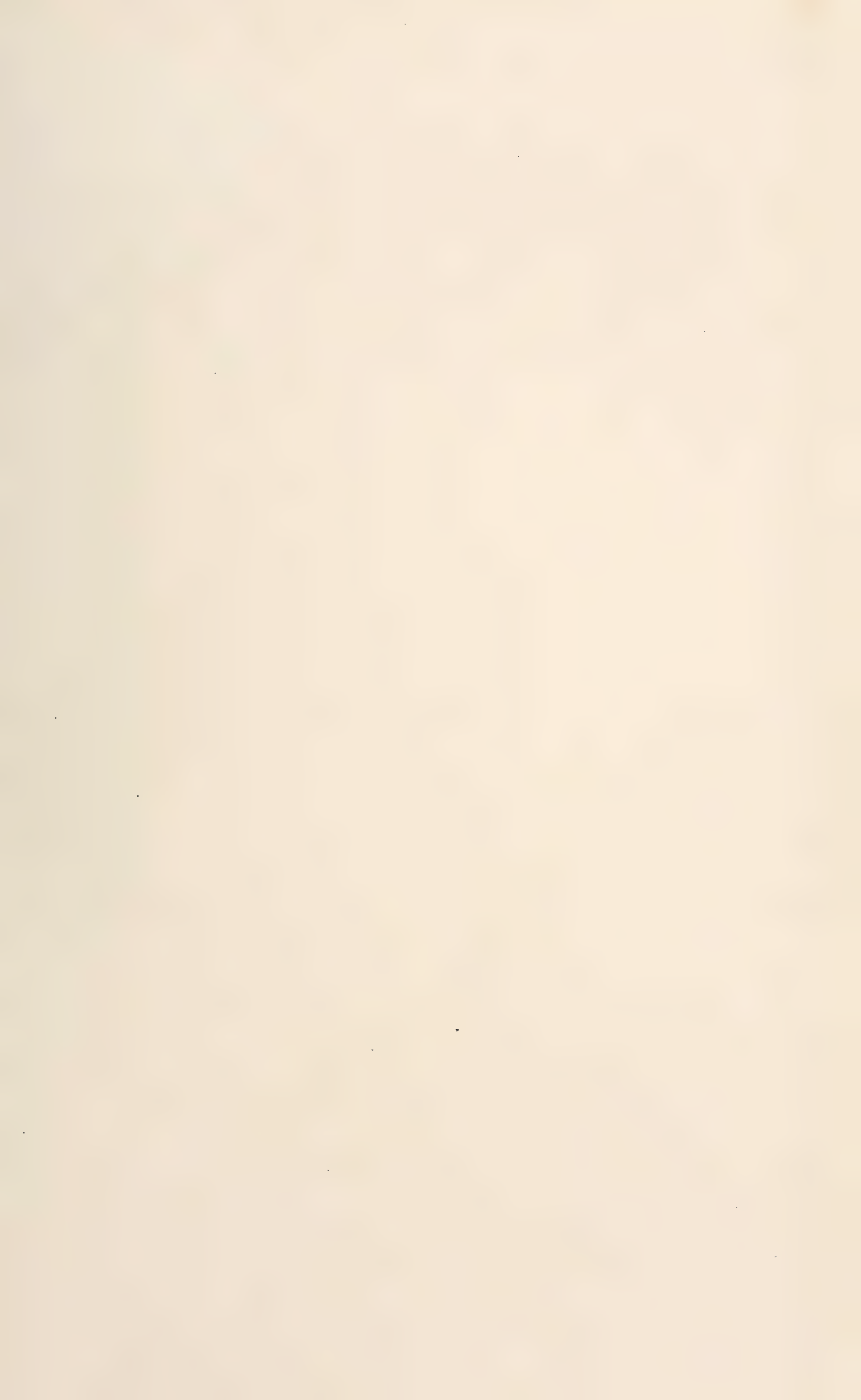


...n, Leipzig.
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.




1.
2.
Pl
Pl,
Pl
3.
4.
5.
cx St
Ps
SB
K
6.
7.
St
8.
9.
D
M
C
Wk
Nucl.
10.
D
Wk
Nucl
brk
11.
C
C
12.
St
Sb
Geh.
Sch
St,
13.
a
b
Sb
Sb
14.
Nucl
I
Wk,
N
Ps
Wk₂
Nucl₂
II
15.
Nucl₂
E
II
N
N
I
Nucl,
E
16.
18.
z
z
17.
N
E
2Nucl
19.
M
Nuc
?
Nucl
N
20.
N
Nucl
D
Nucl
21.
N
N,
p.S
I
Nucl,
p.S.
Nucl₂
II
Geh.
Geh
?
22a
Geh
22b
22c
22d
23.
25
24.



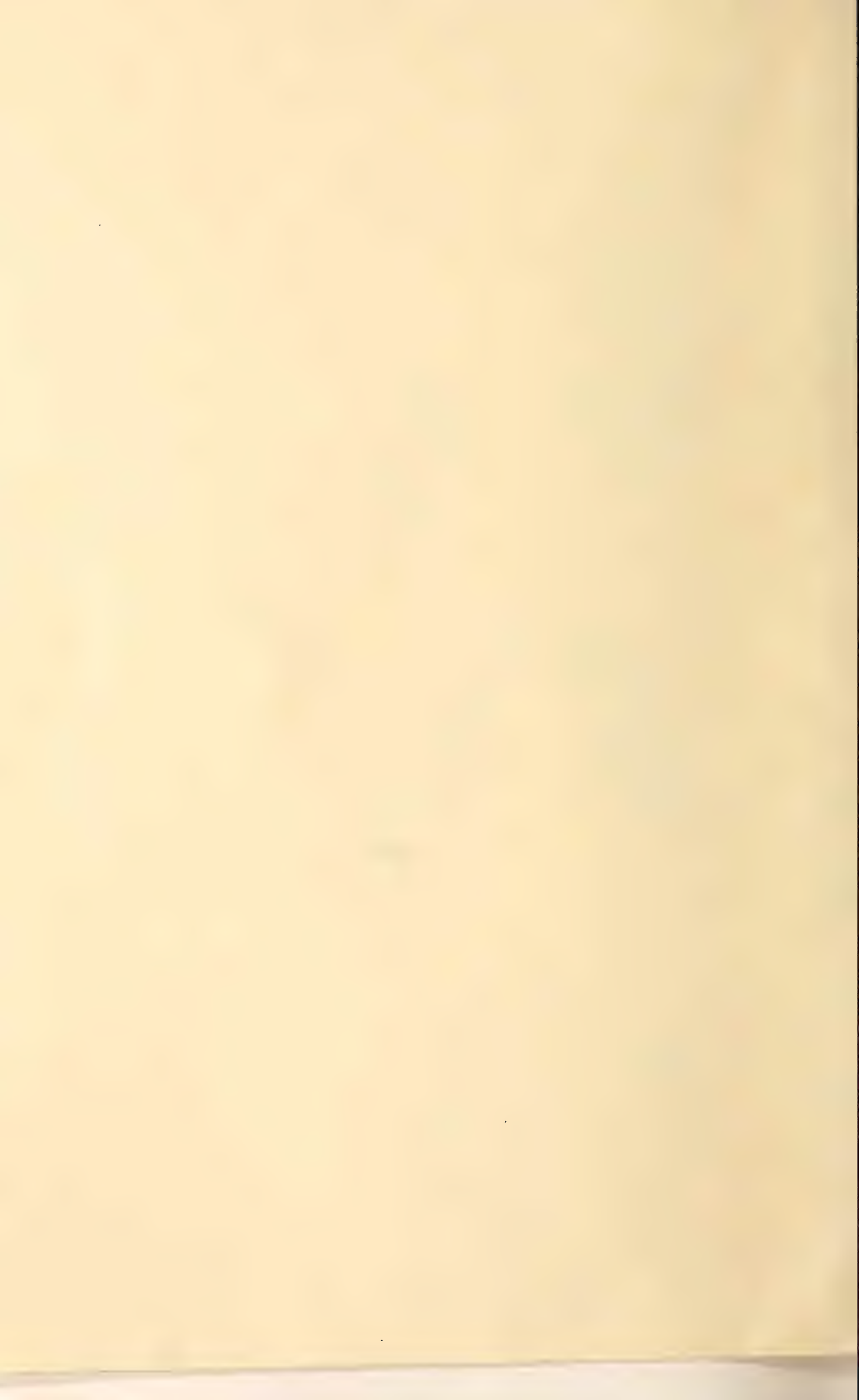


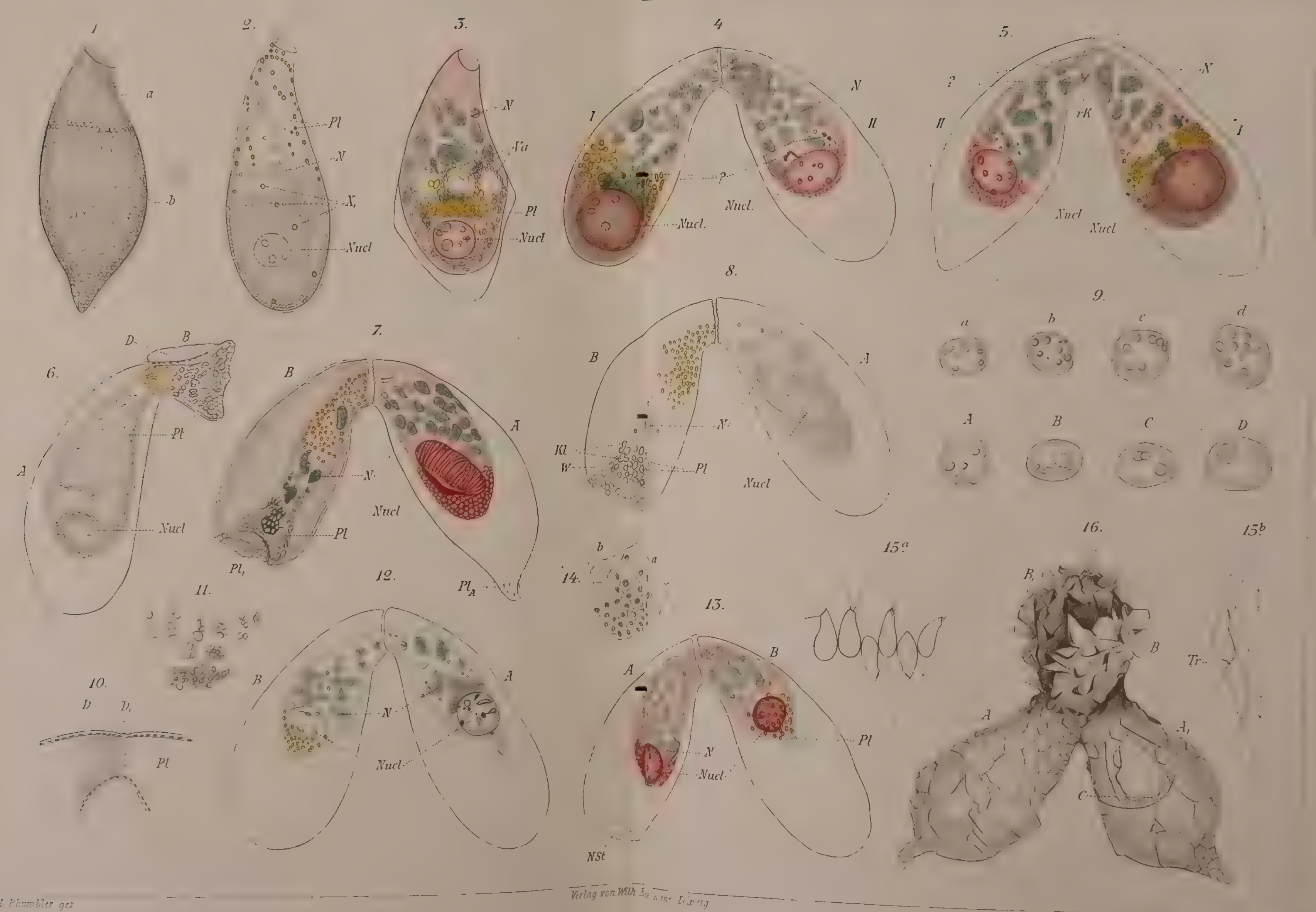

1.
a
b
2.
Pl
N
X_1
Nucl
3.
N
Va
Pl
Nucl
I
6.
D
B
Pl
A
Nucl
7.
B
A
N
Nucl
Pl
Pl_1
Pl_A
B
Kl
W
b
14.
11.
12.
10.
D
D_1
Pl
B
A
N
Nucl
NSt

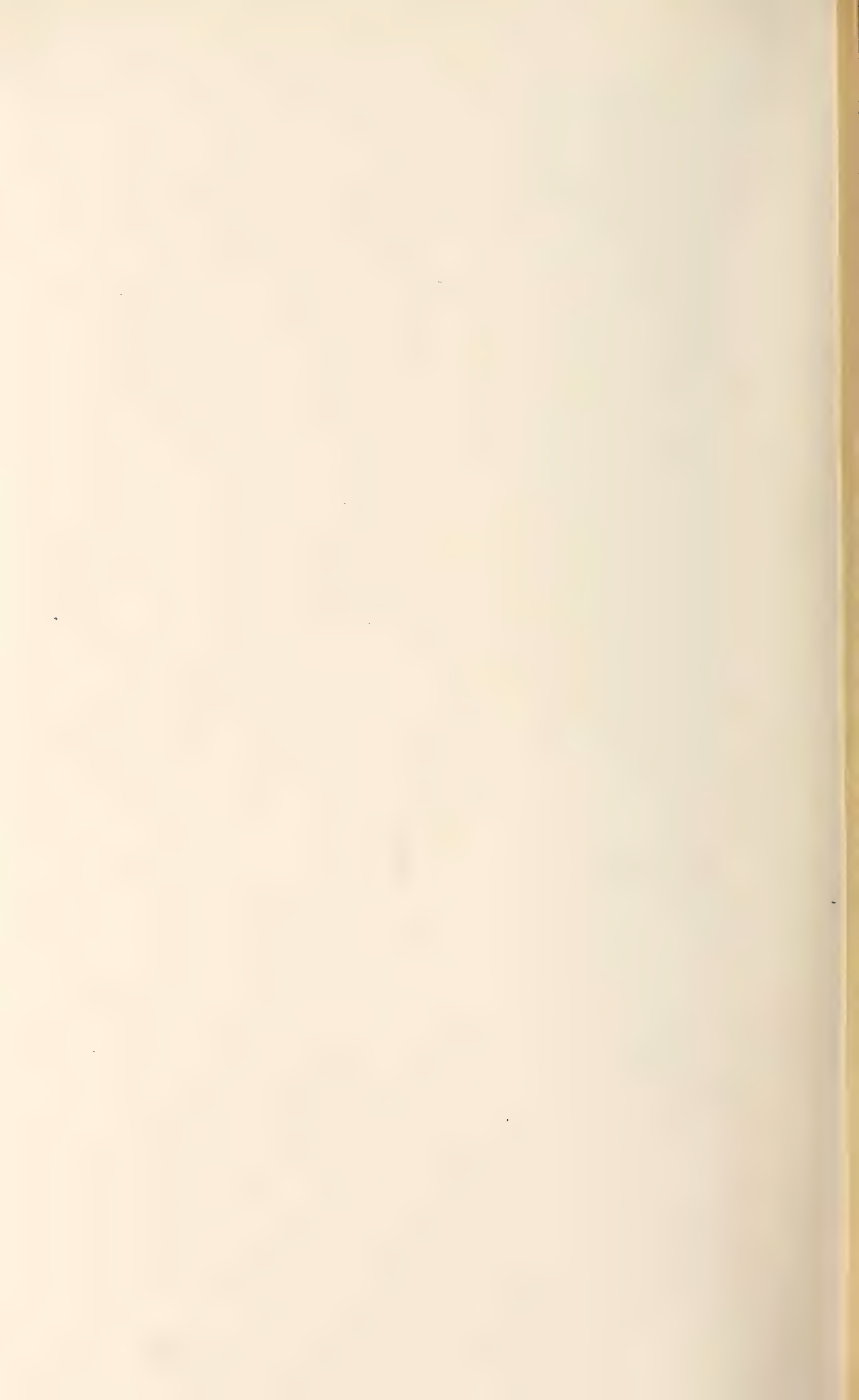


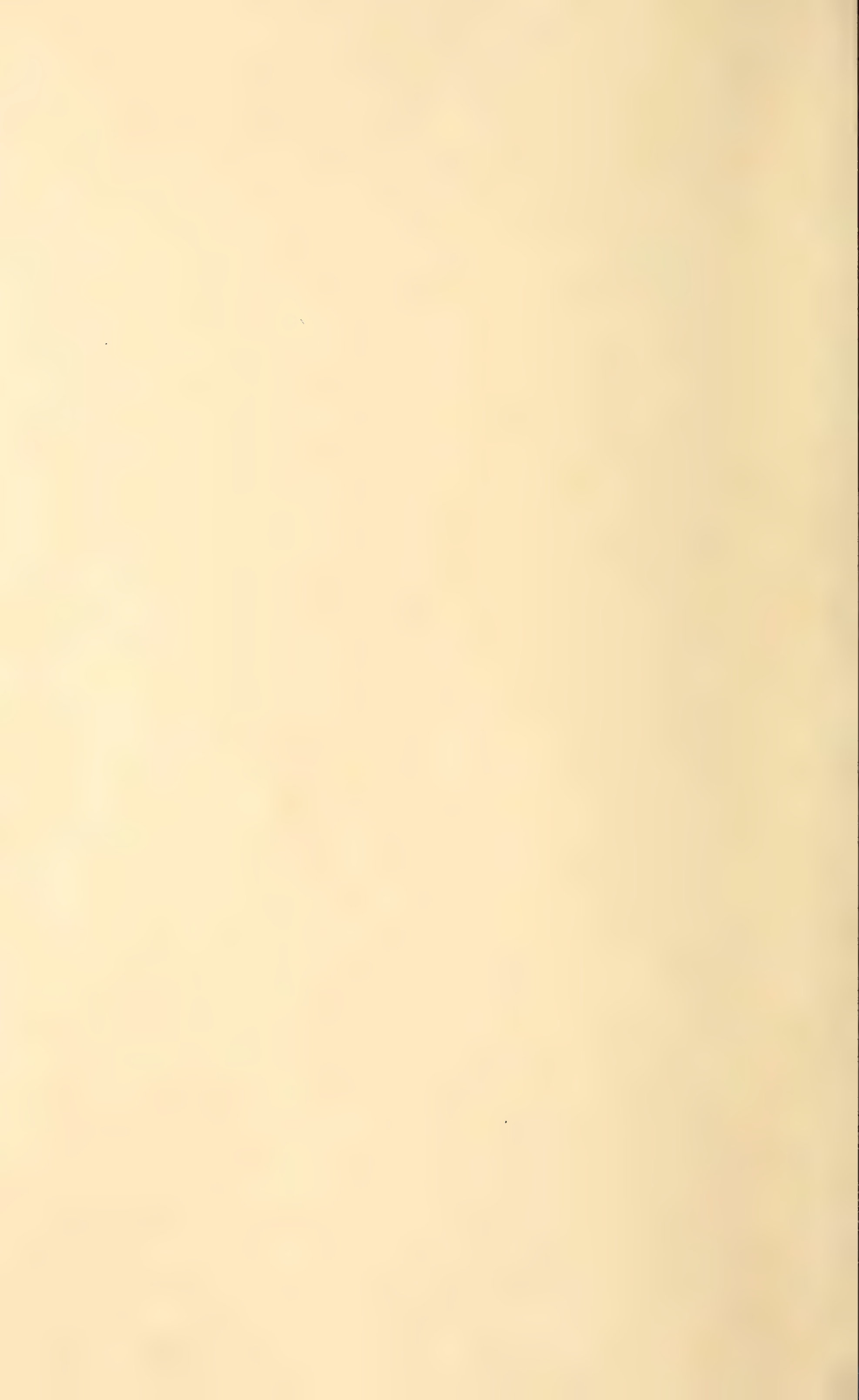
..., Leipzig.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt ⁰/M.



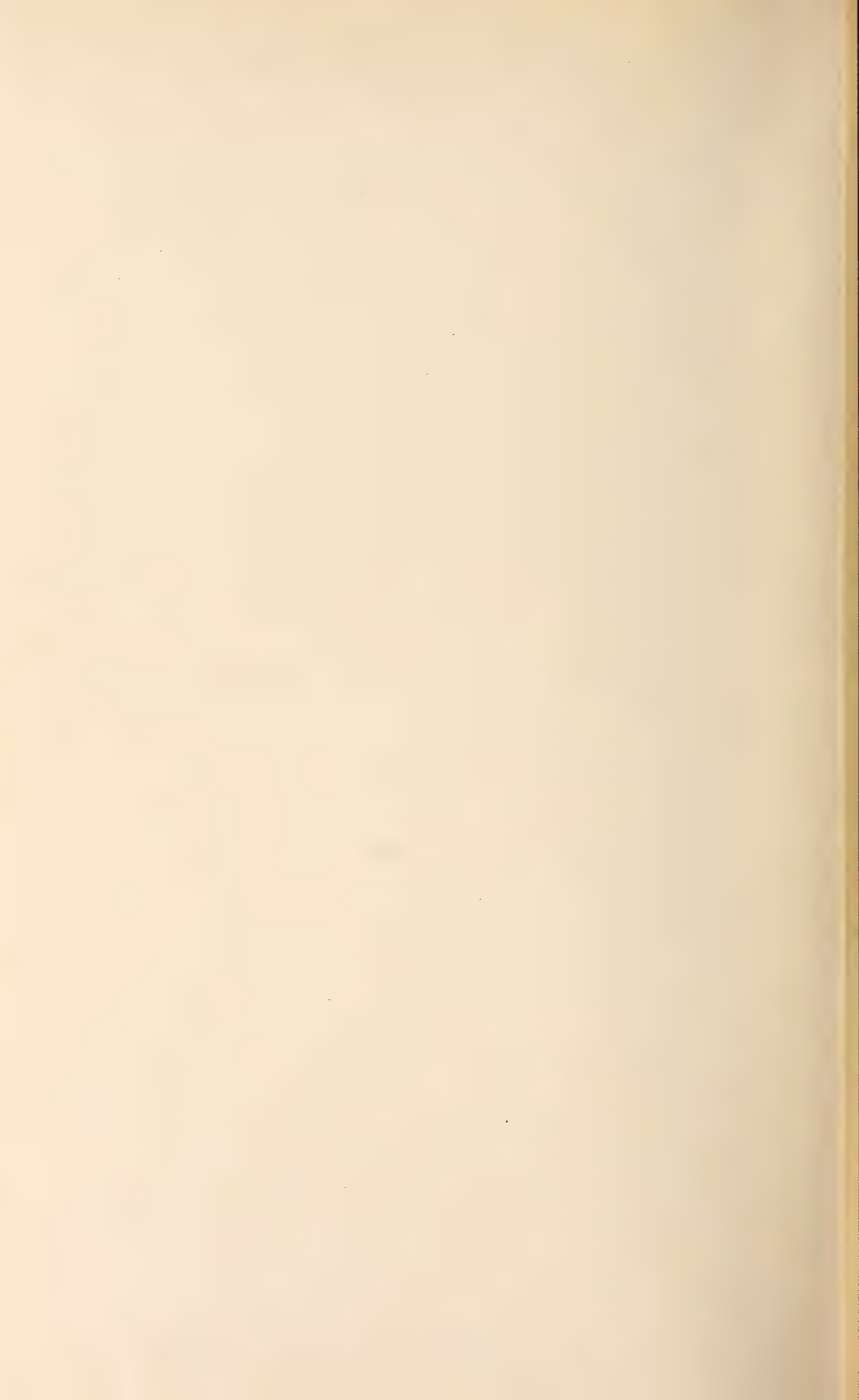

1.
a
b
2.
Pl
N
X,
Nucl
3.
N
Va
Pl
Nucl
4
I
II
N
?
Nucl.
Nucl.
5.
?
II
N
rK
I
Nucl
Nucl
6.
D
B
Pl
A
Nucl
7.
B
A
N
Nucl
Pl
Pl_1
Pl_A
8.
B
A
N
Kl
W
Pl
Nucl
9.
a
b
c
d
A
B
C
D
10.
D
D_1
Pl
11.
12.
B
A
N
Nucl
13.
A
B
N
Nucl
Pl
NSt
14.
b
a
15ᵃ
15ᵇ
16.
B_1
B
A
A_1
C
Tr



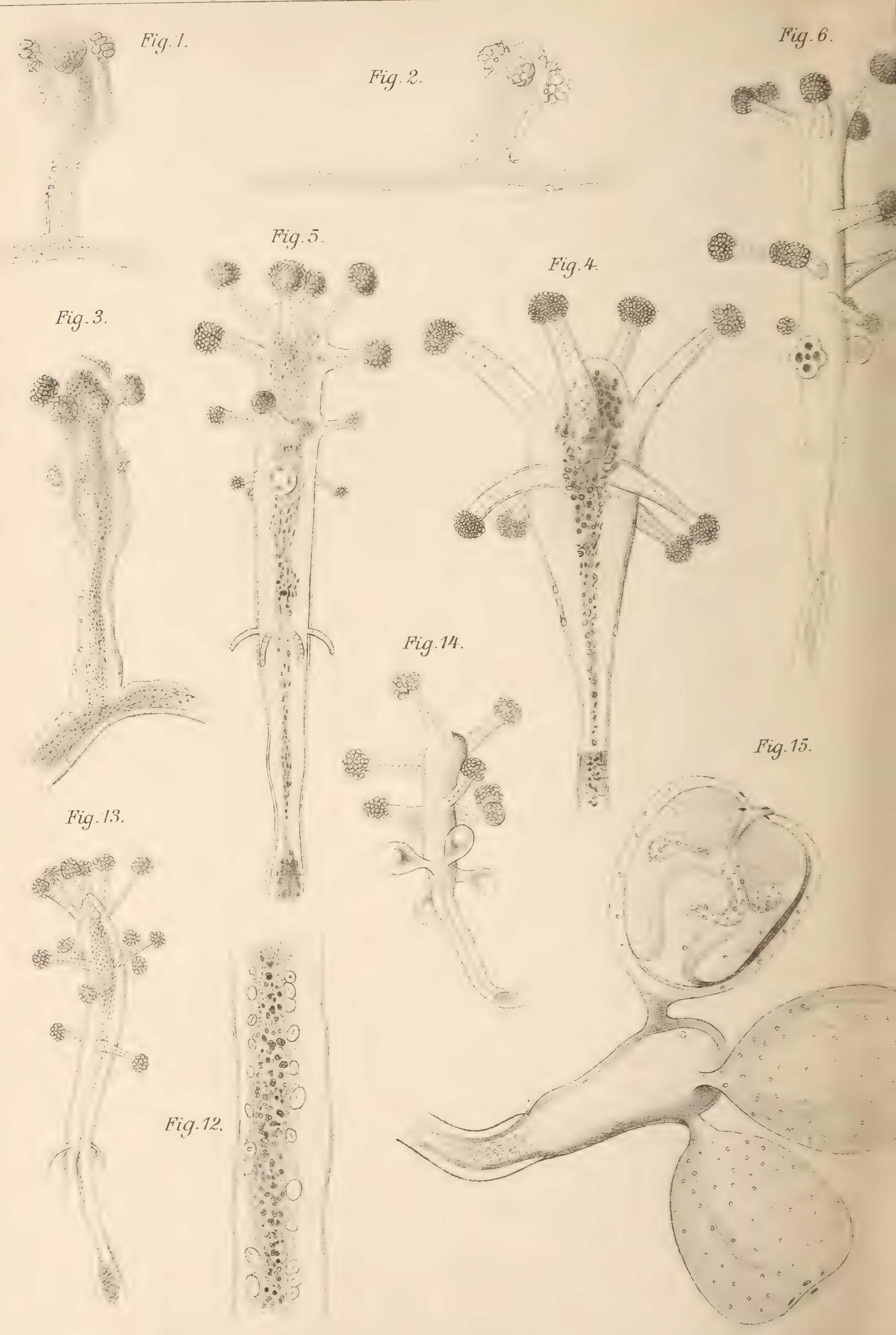


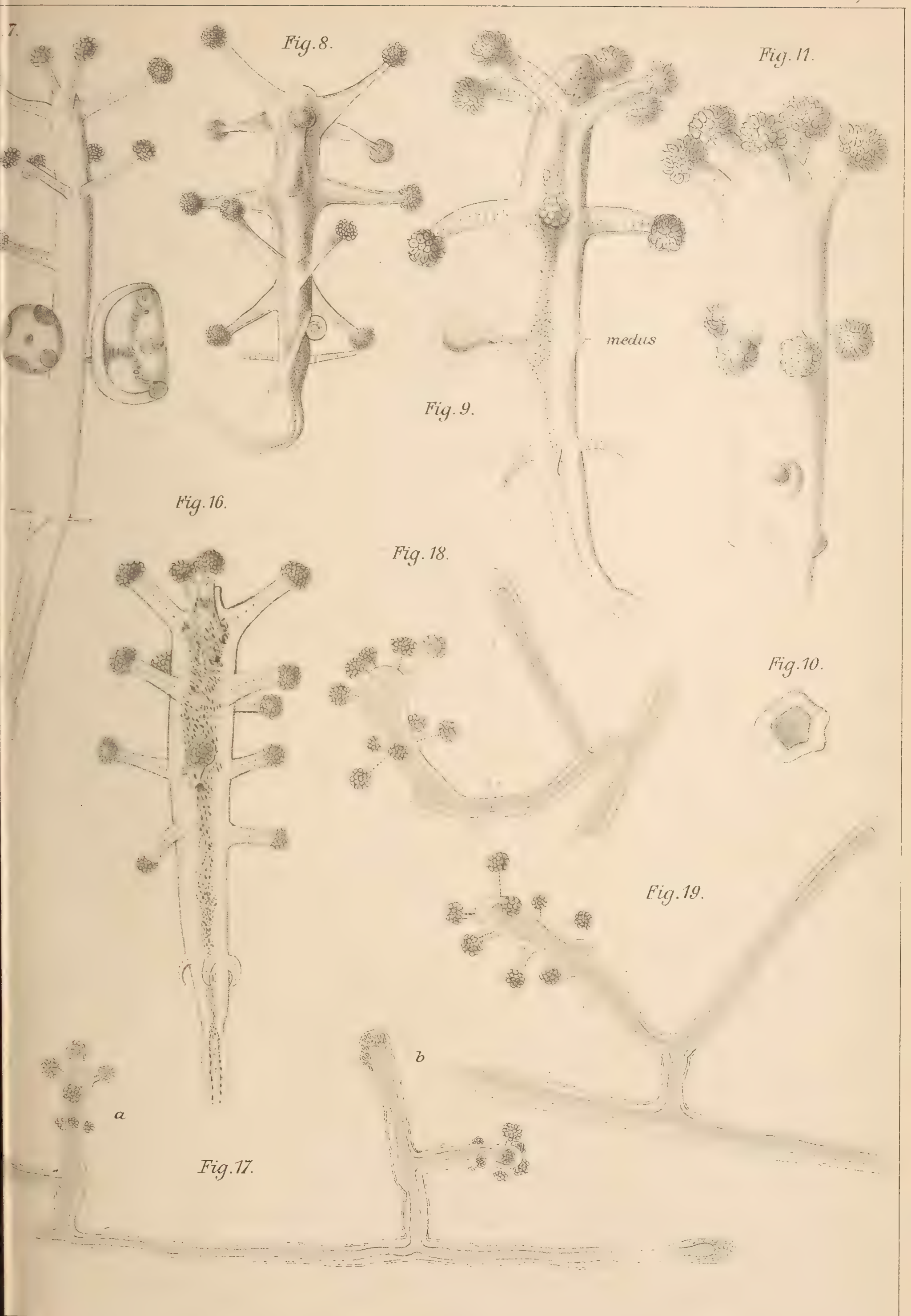


Wilh. Engelmann





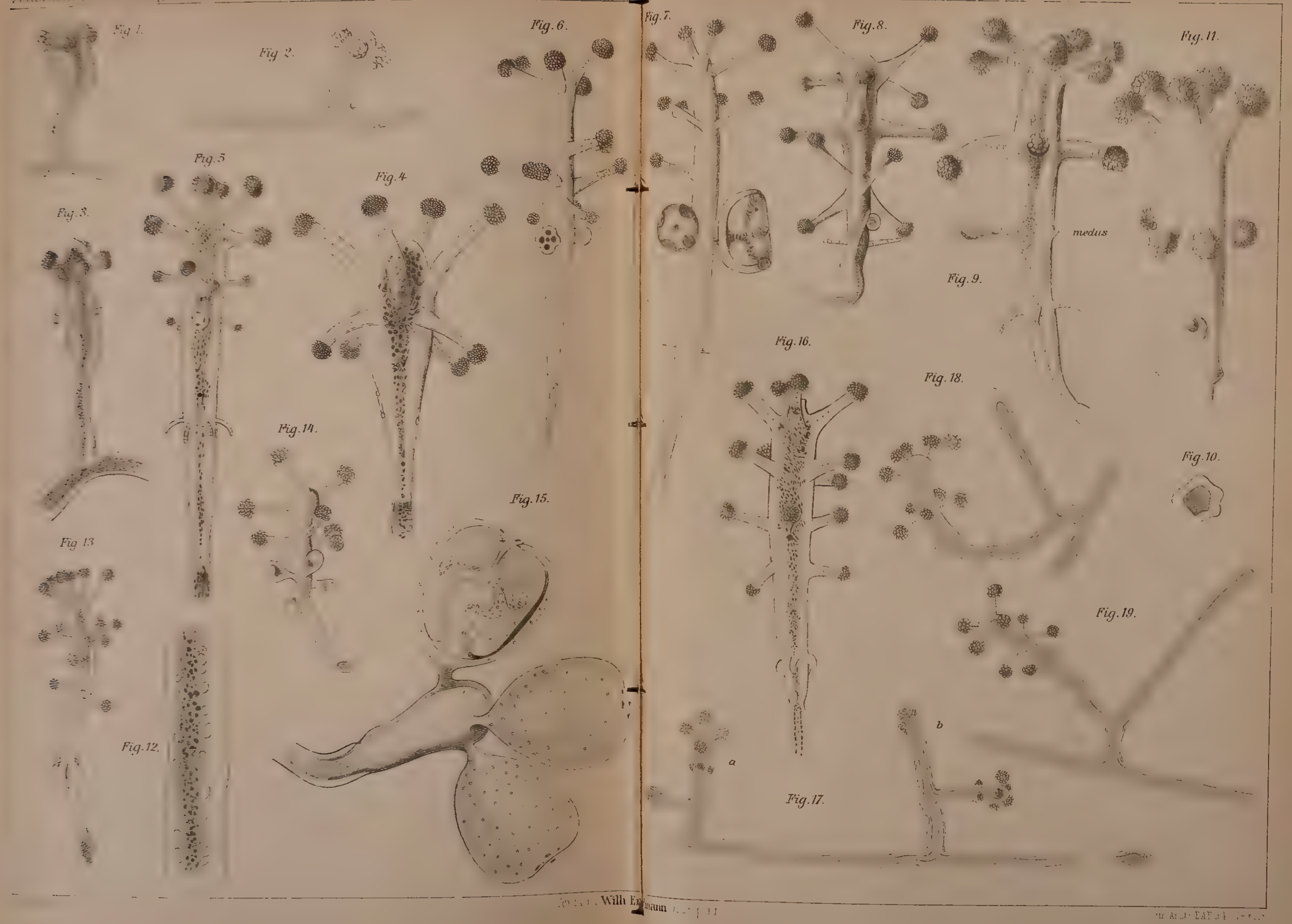

Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 6.
Fig. 5.
Fig. 4.
Fig. 3.
Fig. 14.
Fig. 15.
Fig. 13.
Fig. 12.



nn in Leipzig

Lith. Anst v. E. A. Funke Leipzig

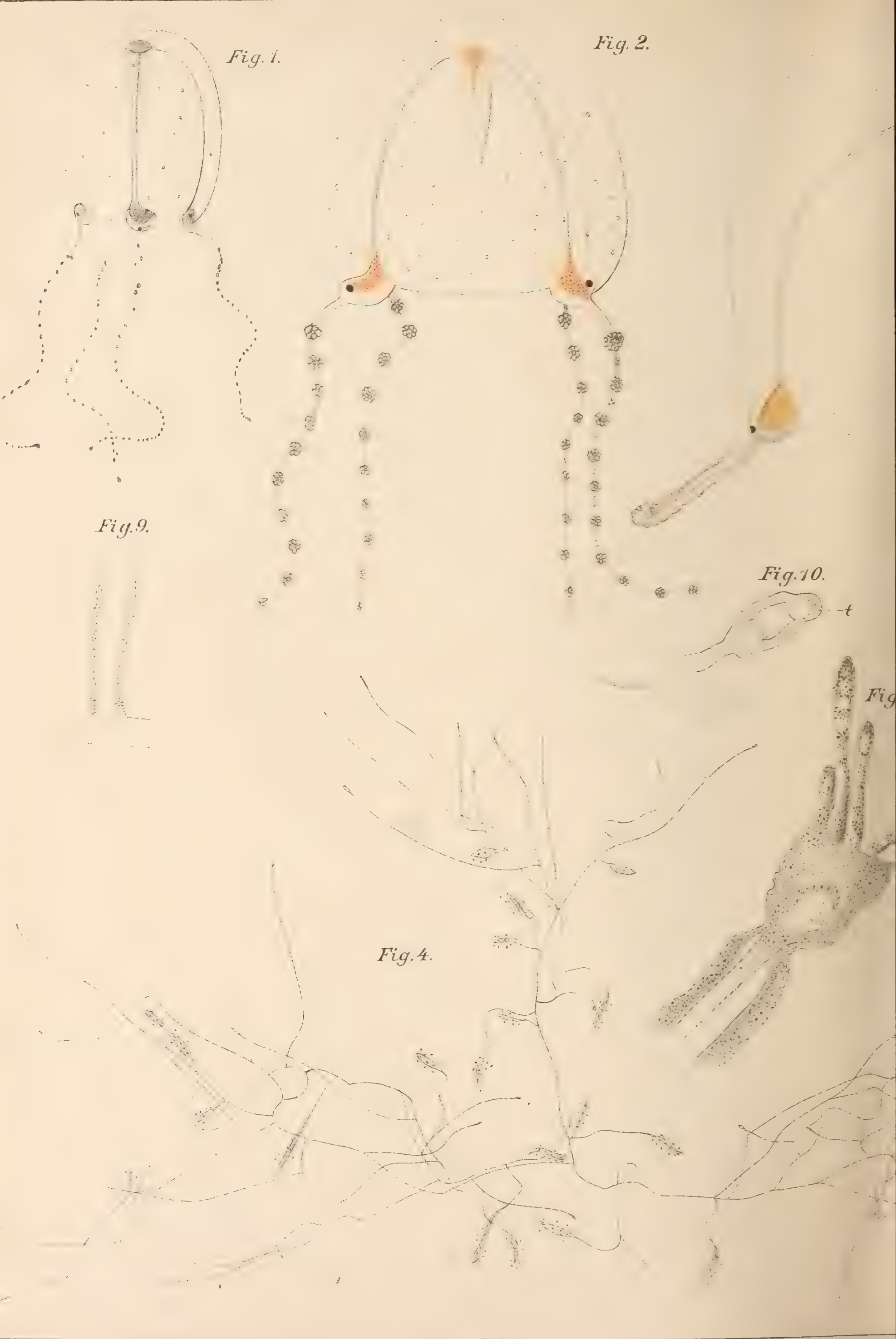


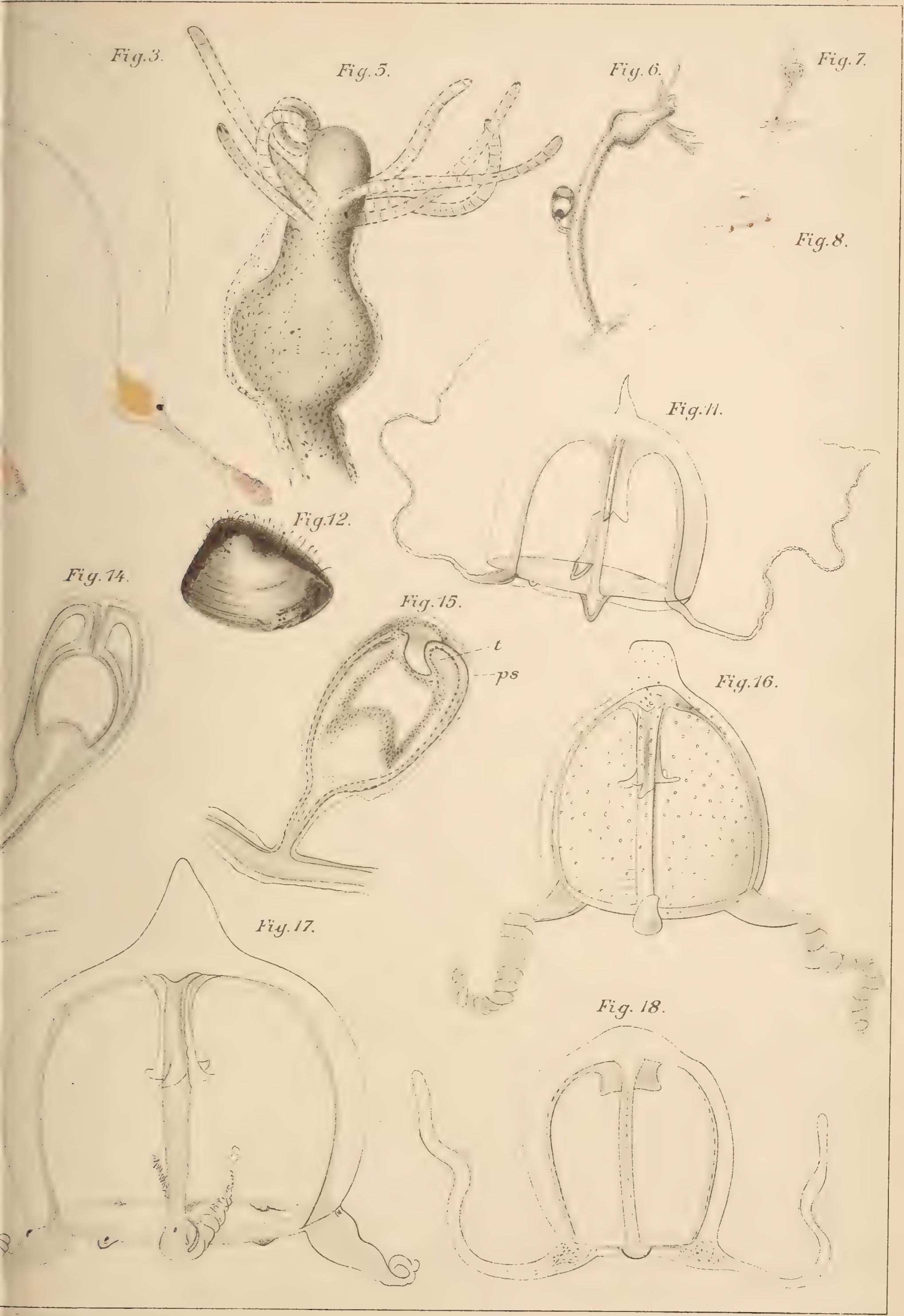


Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig.

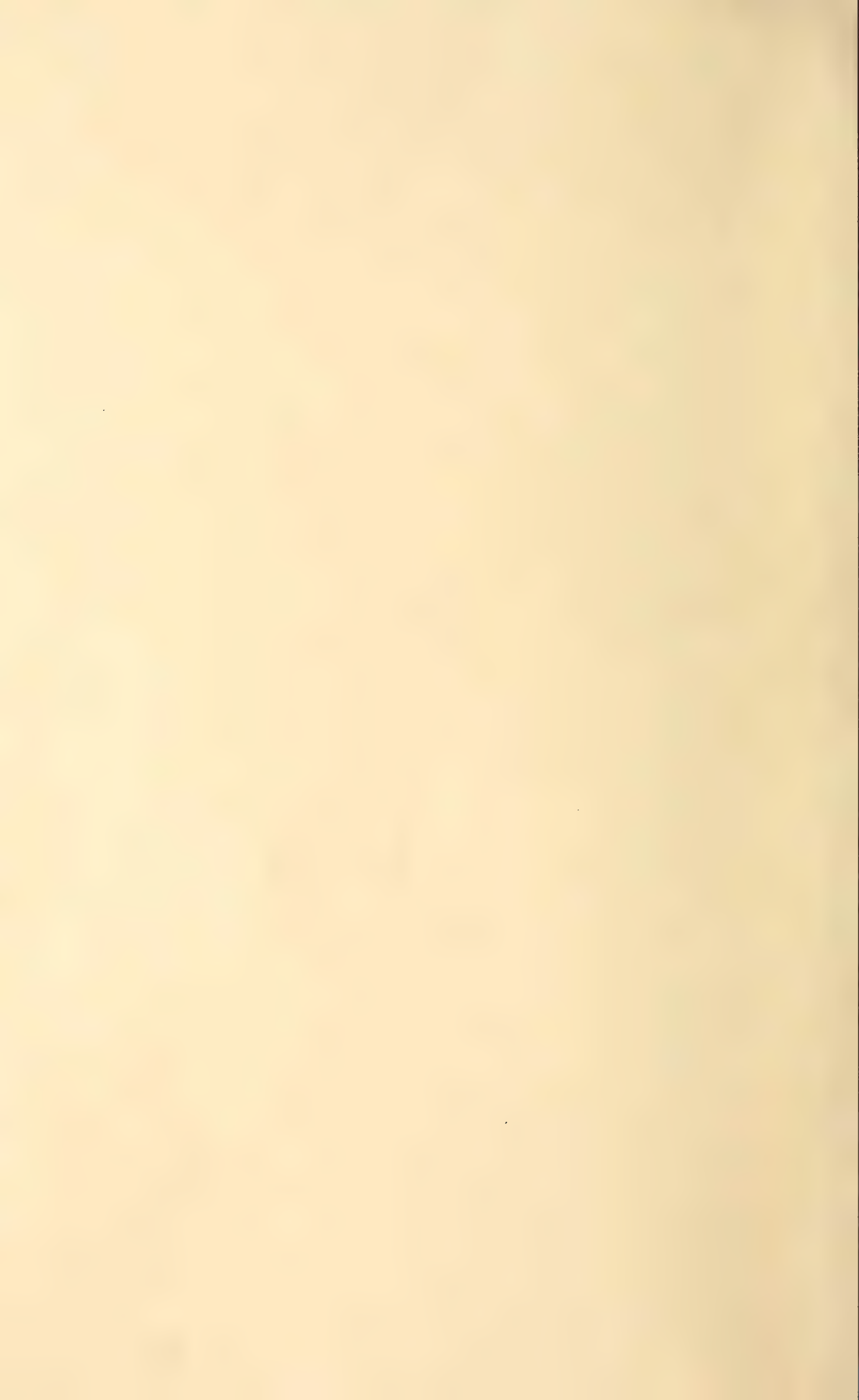


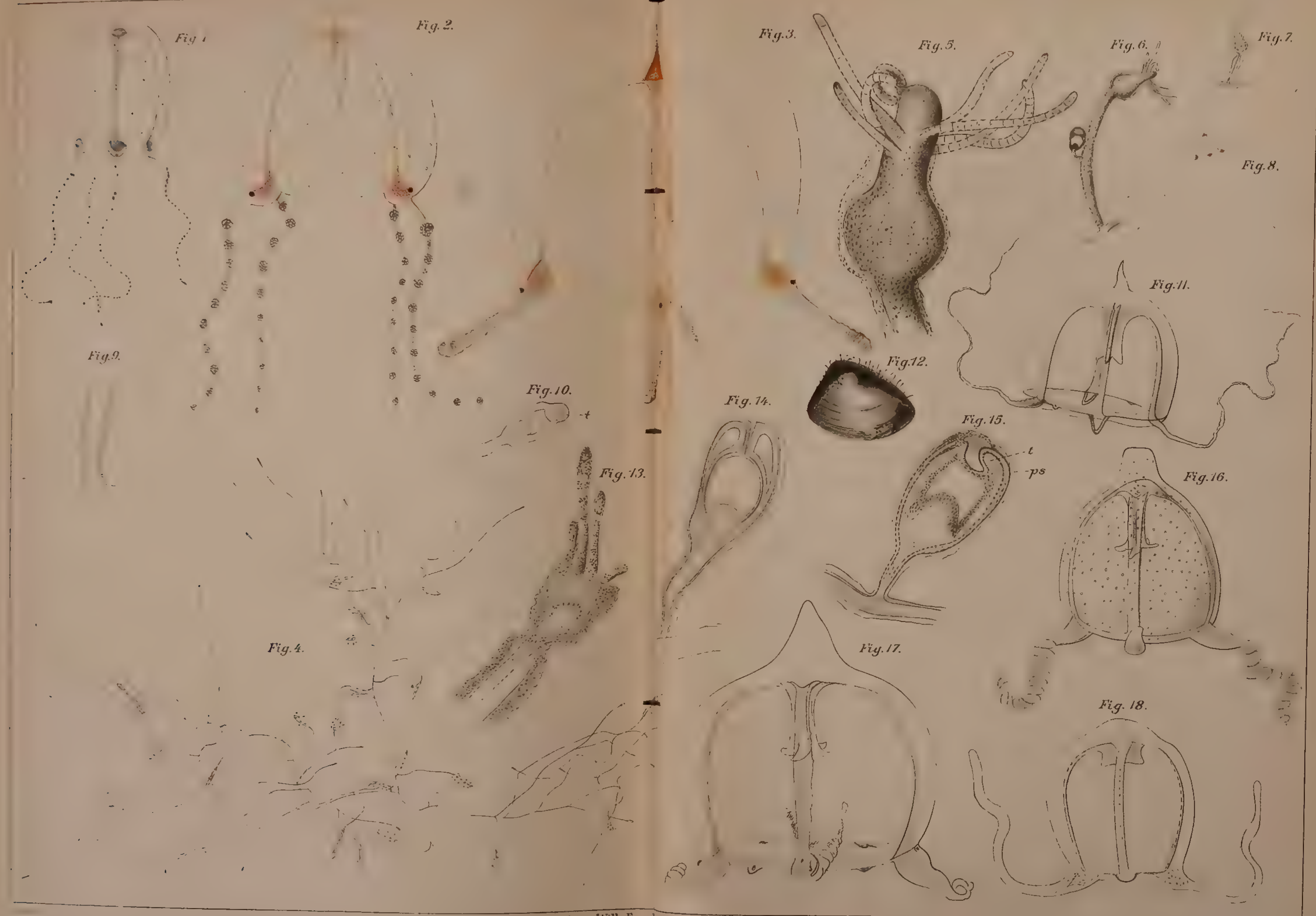



Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 9.
Fig. 10.
t
Fig
Fig. 4.



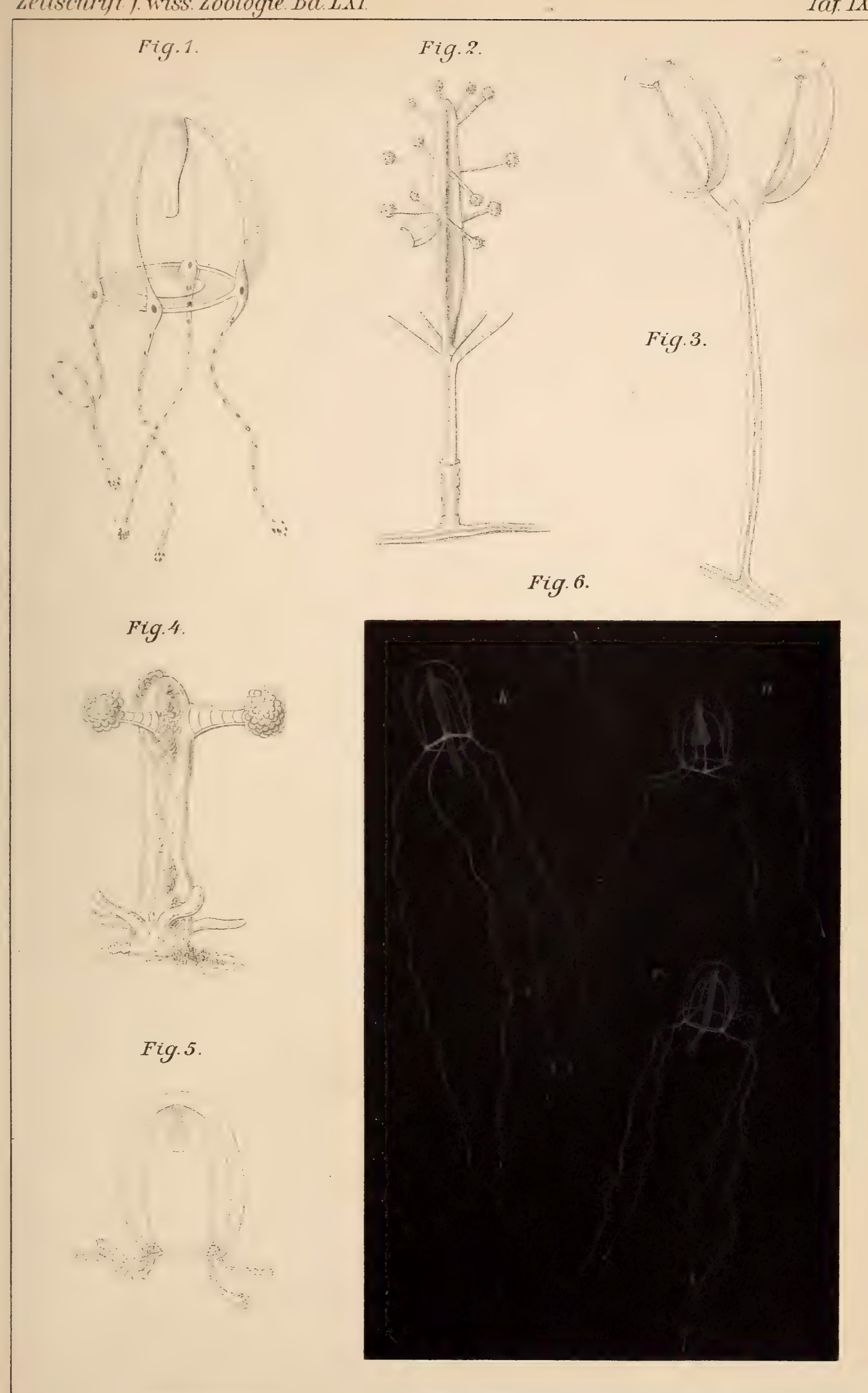
Lith. Anst. v. F. A. Funke, Leipzig





Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.





Hartlaub del.
Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.





Fig. 1. M- Ga. As Js. H. Dr.

Fig. 2. Js. Ov. K. H. Dr.

Fig. 3. Fz.

Fig. 4. Ov. As. H. Js.

Fig. 5. Ke, As. Js. Ke,

Fig. 6. Ke, Js. As Js. c g Ke„ K.

f a Ke. e

Fig. 12.

Jk. Xn Fz Hn Jf. Tz.

Fig. 13. Af. Af. Pn. N. Kp Tz Fm Bk Af

Fig. 14. Et Tz. Af.

Fig. 15. Fz. Fz Tz Df. Zs Dk Tz. Tzgr. Df.

Fig. 7. Ke. b d h Ce. Tz.'

Fig. 8. Fz. E. Ke.

Fig. 9. St. Tz

Fig. 10. Fk. Fk.

Fig. 11. Sr.

Fig. 18. Fz. Nn. Hn. Kn.

Fig. 16. Tz.' Tz.' Jz

Fig. 19. Kn. Hn.

Fig. 20. Hn. Fz. Hn. Kn.

Fig. 21. Fm. Kn. Hn. J.k.

Fig. 22. Hn. Ck. Nn.

Fig. 23. Ck.

Tz.'

Fig. 24. Dk. St.

Fig. 17. Nn. Tz J.f.

Fig. 25. Ckr.

Kp. Ck.

Fig. 26. Tk. Fz. Tzgr. Krn. Kr. Dk.

Fig. 27. Dk.

Df. Ef.

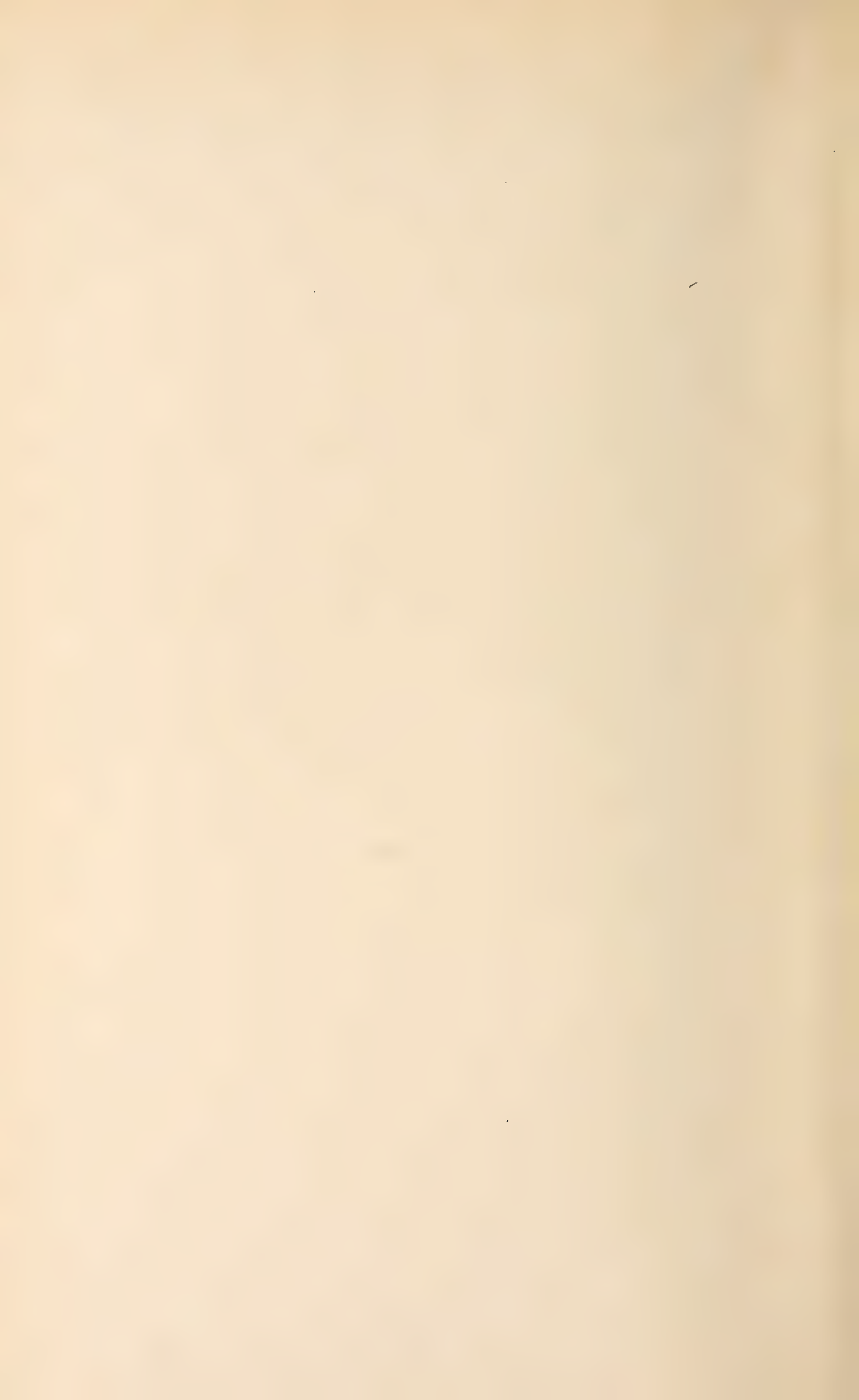
Fig. 29.

Jh. Af. Jf.

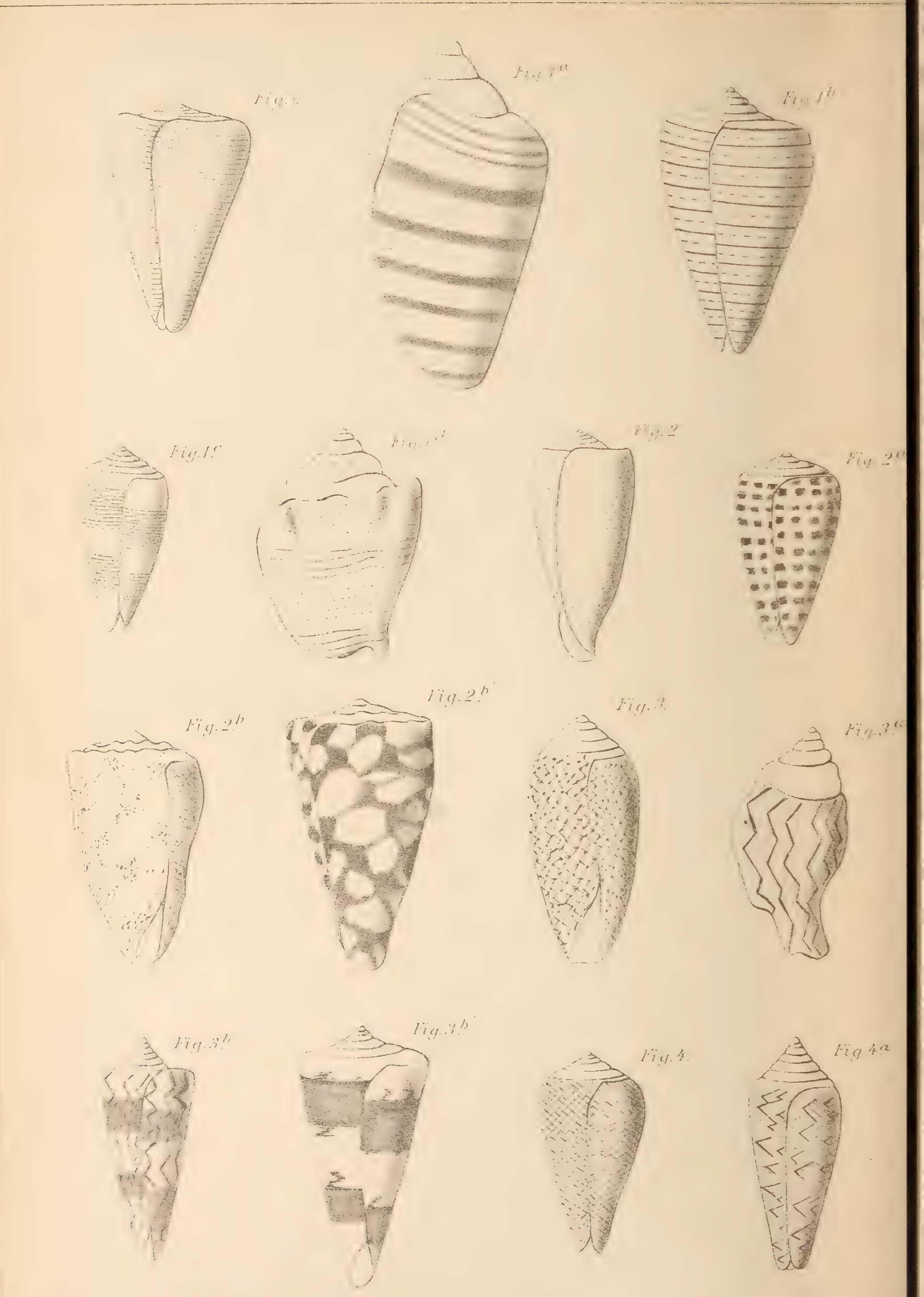
Fig. 28. Dk. Af. Ef. Ckr.

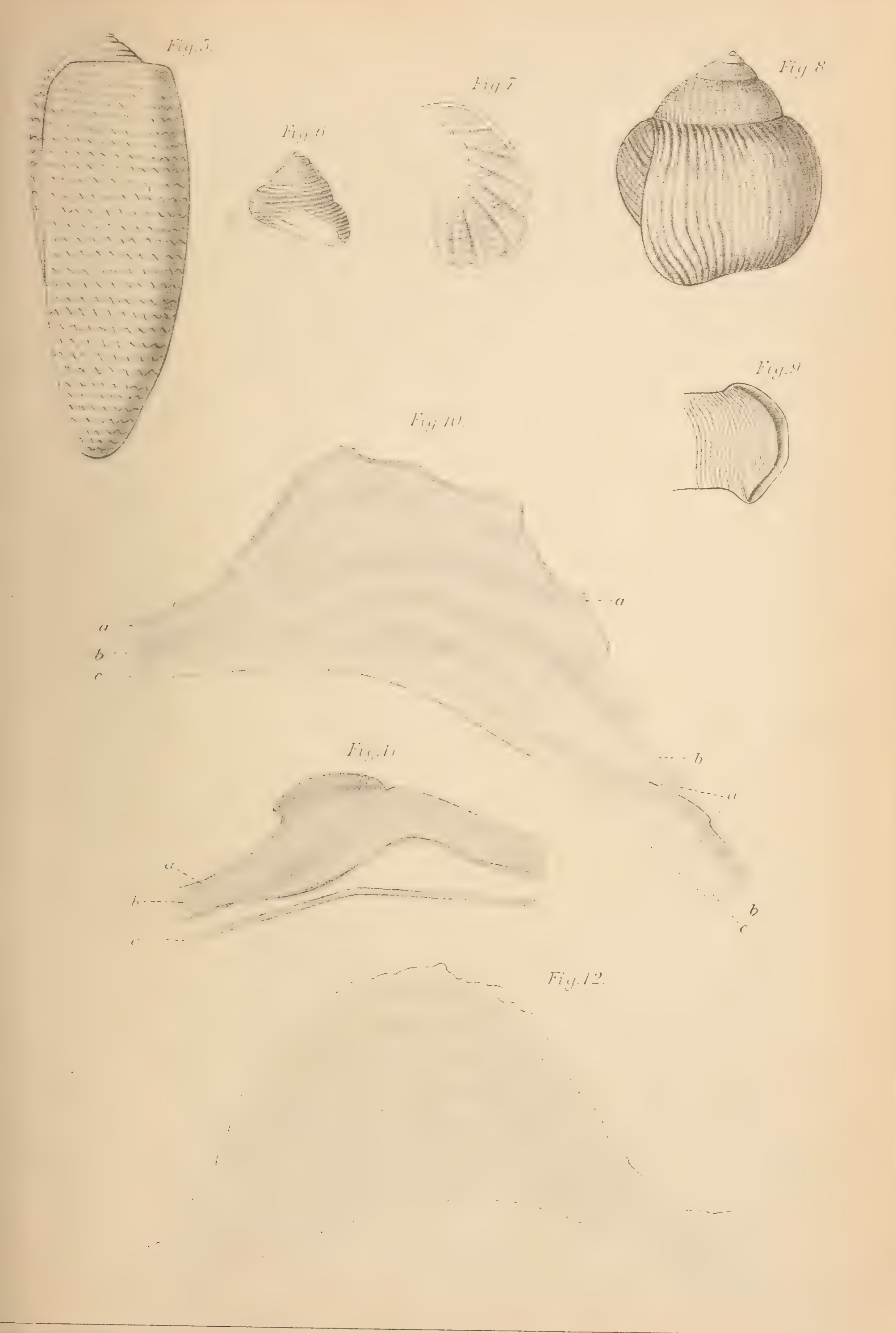


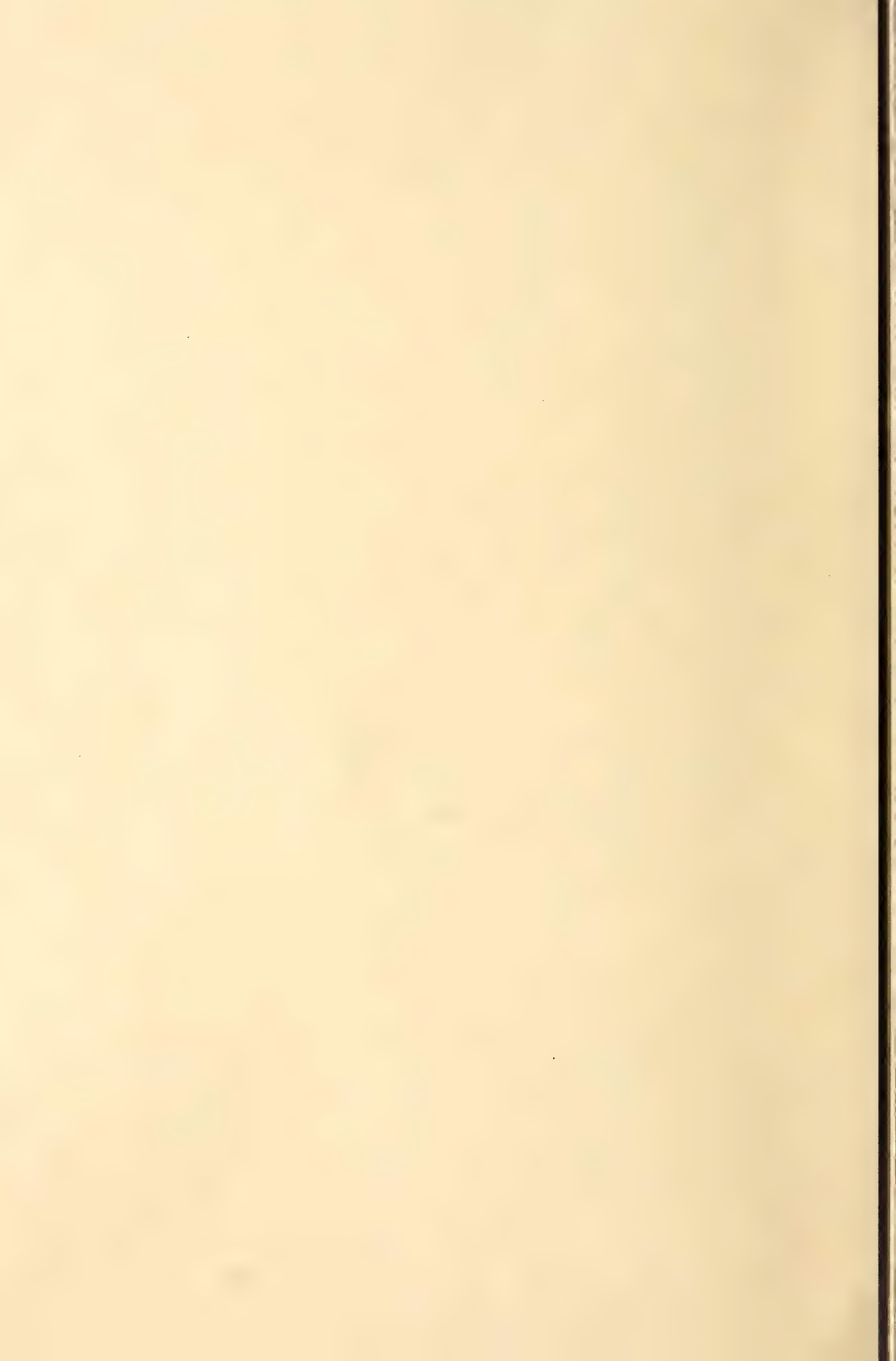
Wilh. Engelmann

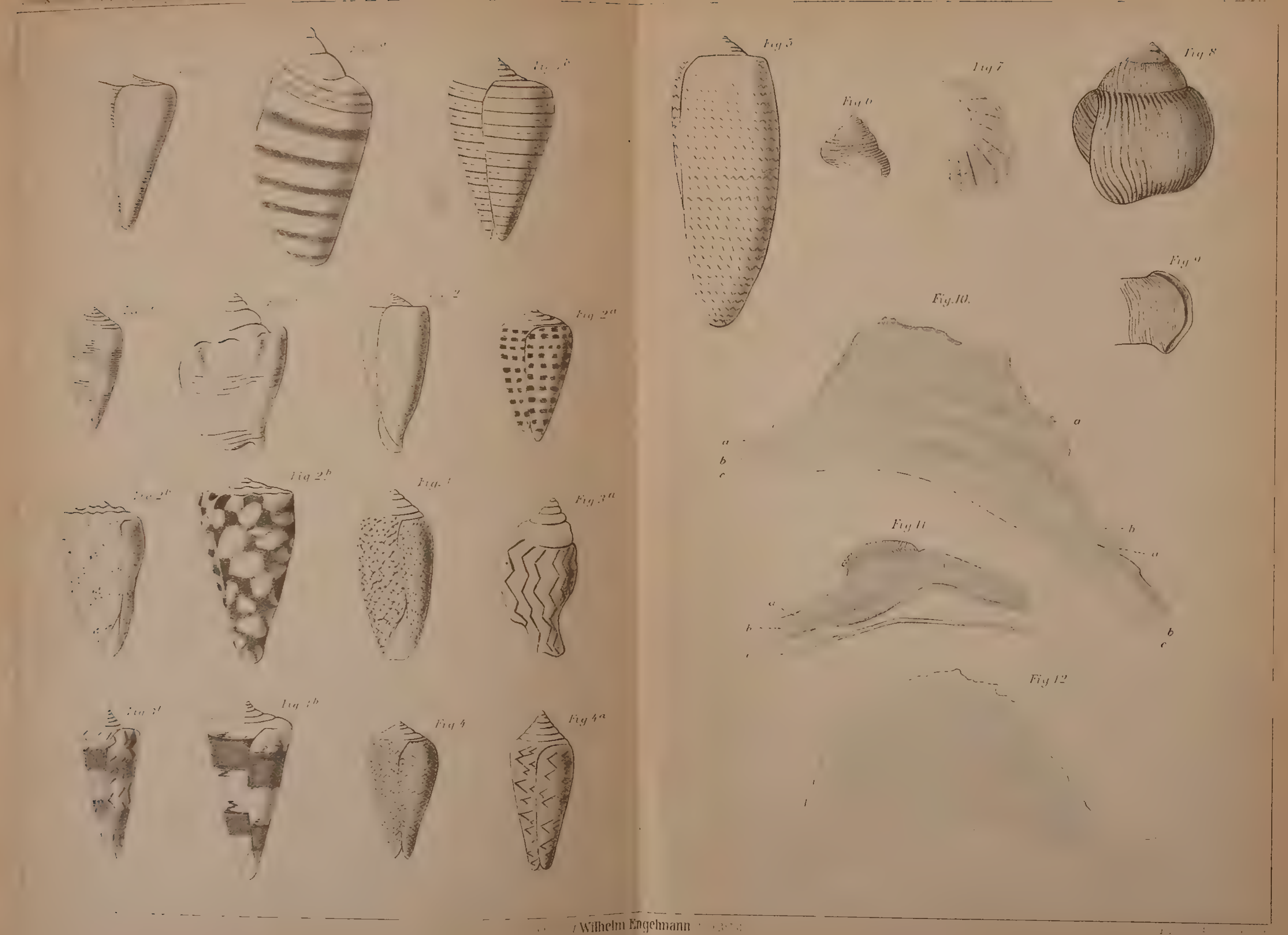


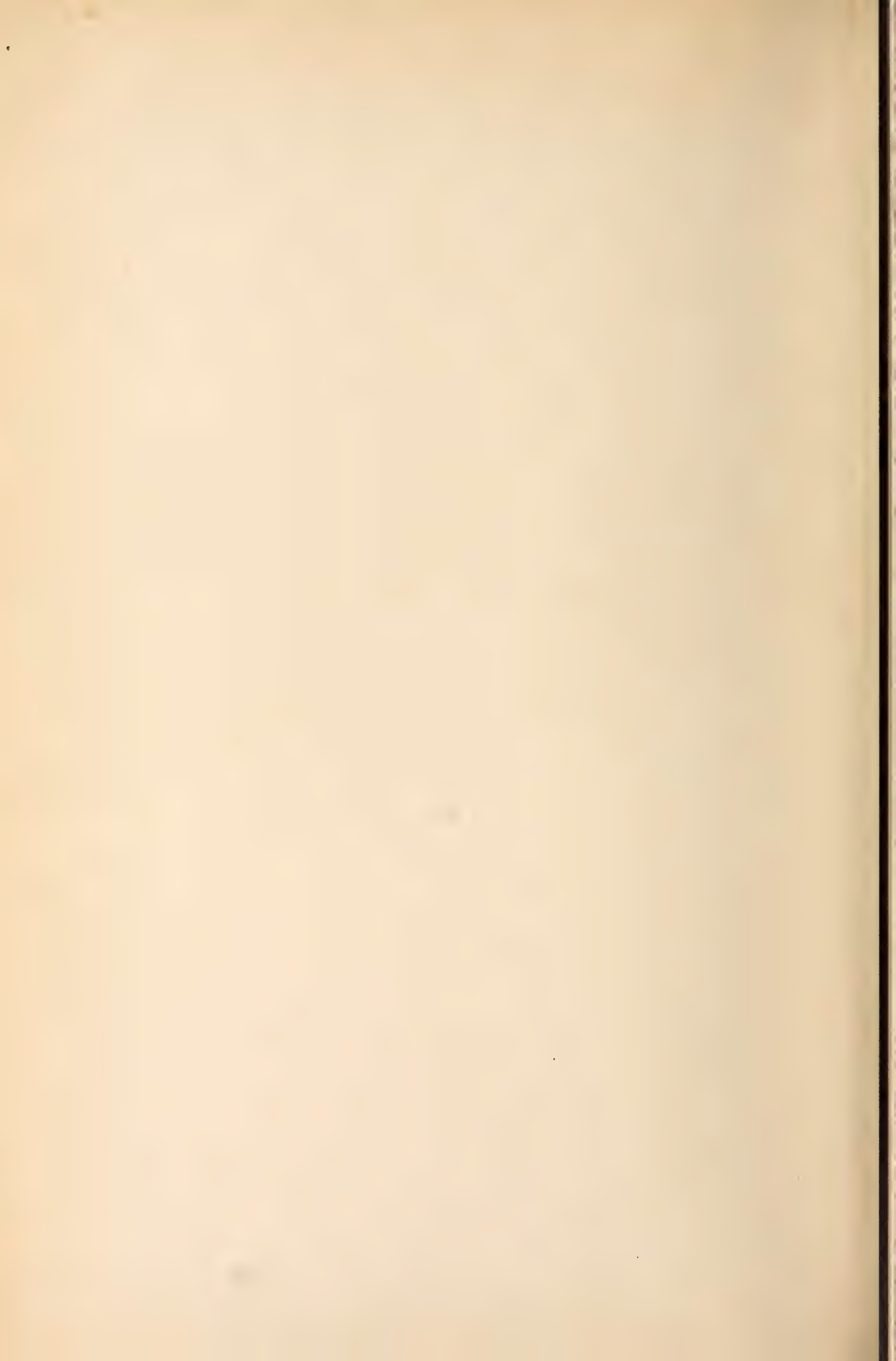



Fig. 1.
Fig. 1^a
Fig. 1^b
Fig. 1^c
Fig. 2
Fig. 2^a
Fig. 2^b
Fig. 2^b'
Fig. 3.
Fig. 3^a
Fig. 3^b
Fig. 3^b'
Fig. 4.
Fig. 4^a

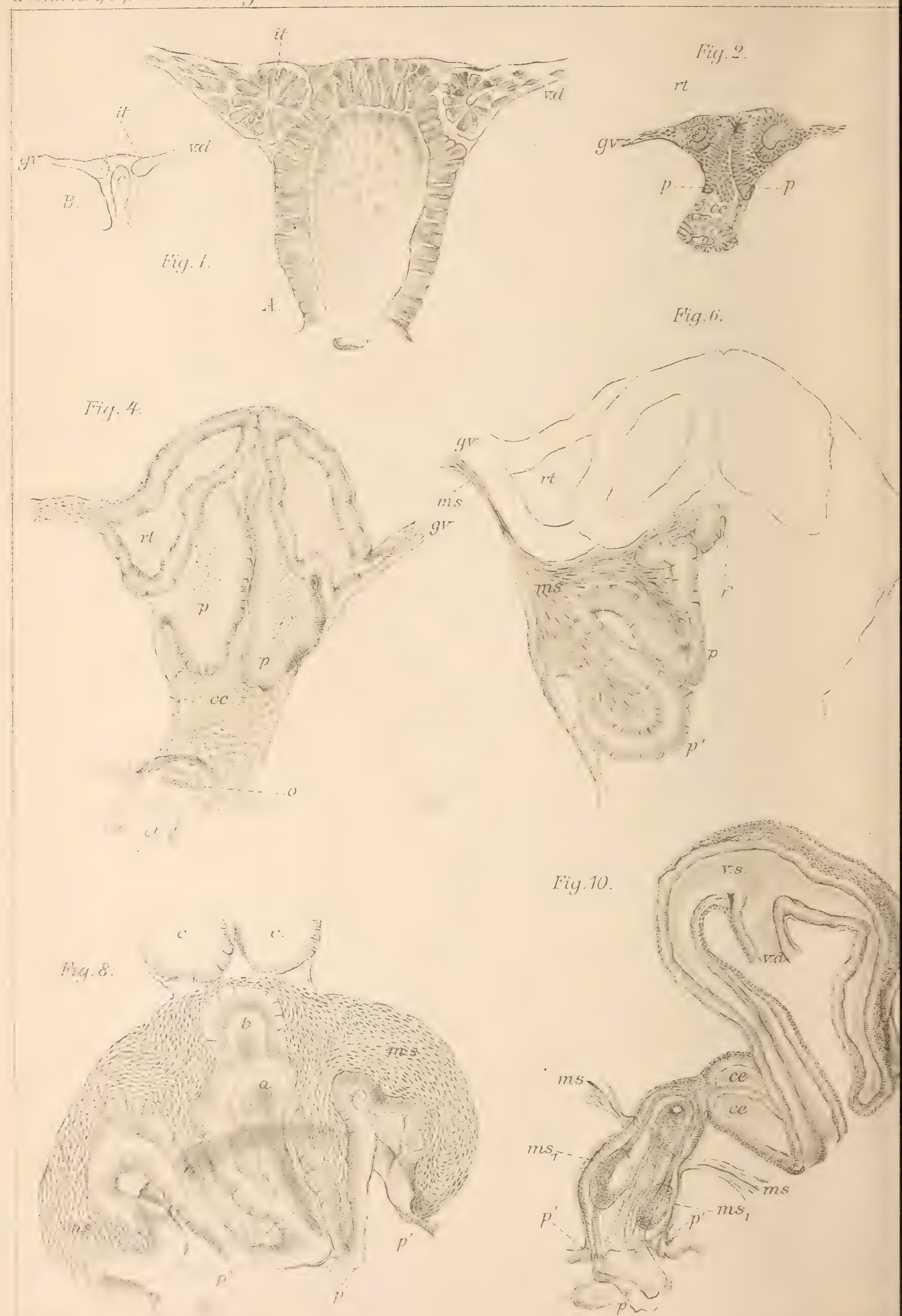

Fig. 5.
Fig 6
Fig 7
Fig 8
Fig. 9
Fig 10.
a
b
c
a
Fig. 11
b
a
a
b
c
b
c
Fig. 12.

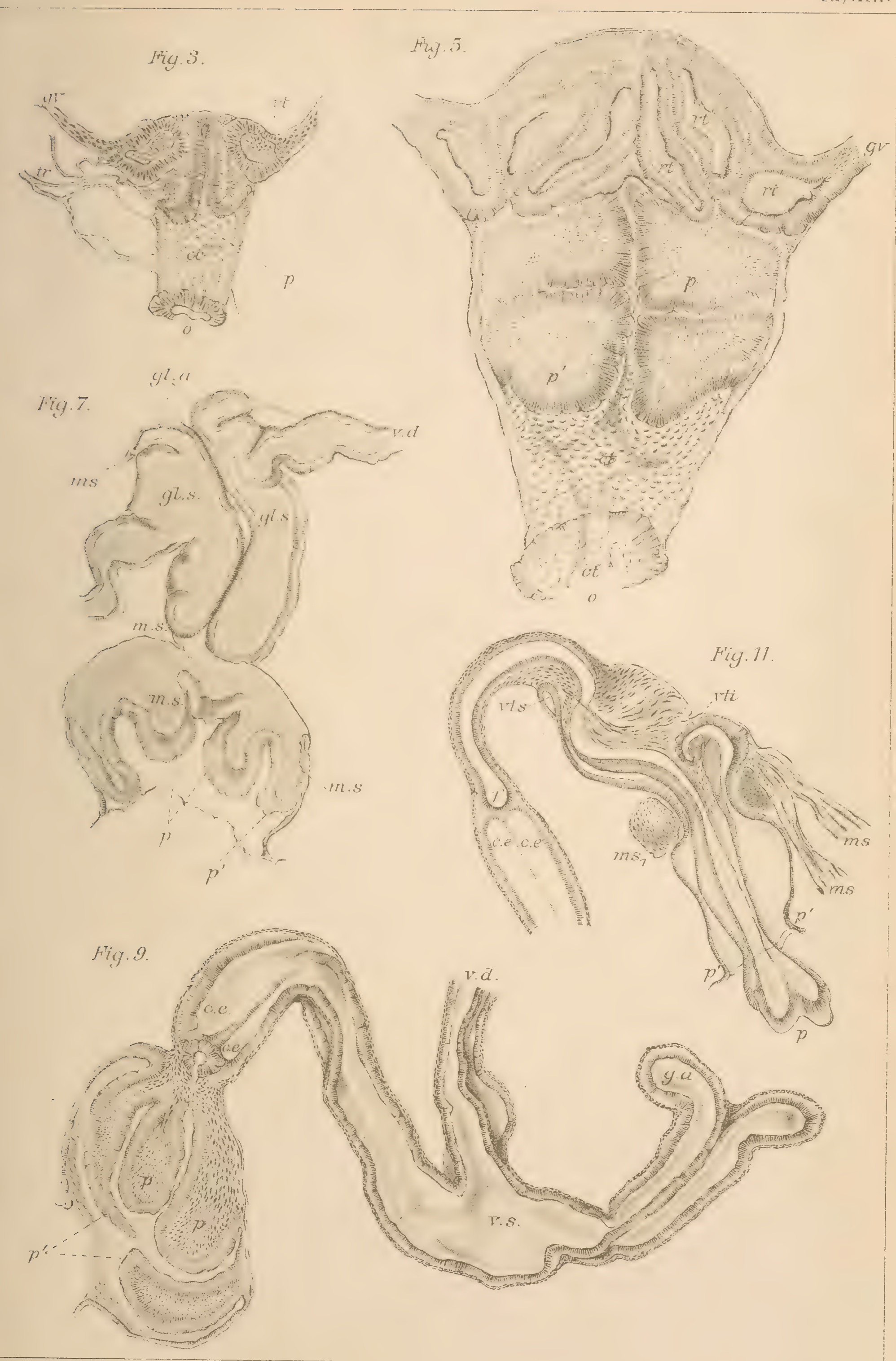


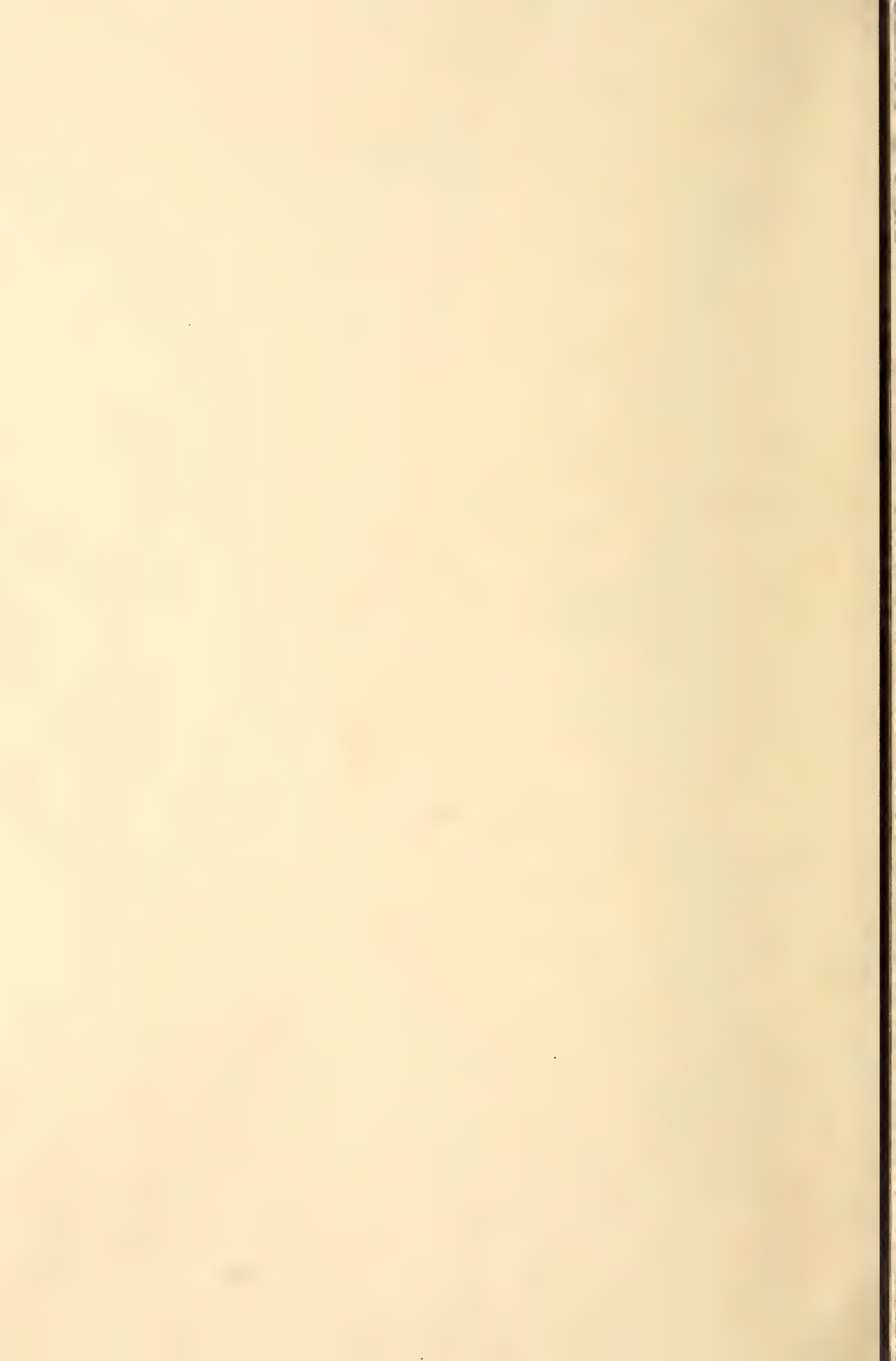

Taf.XI
Fig 5
Fig 6
Fig 7
Fig 8
Fig 9
Fig.10.
Fig 11
Fig 12
Fig 2a
Fig 2b
Fig. 3
Fig 3a
Fig 4
Fig 4a
a
b
c
Wilhelm Engelmann

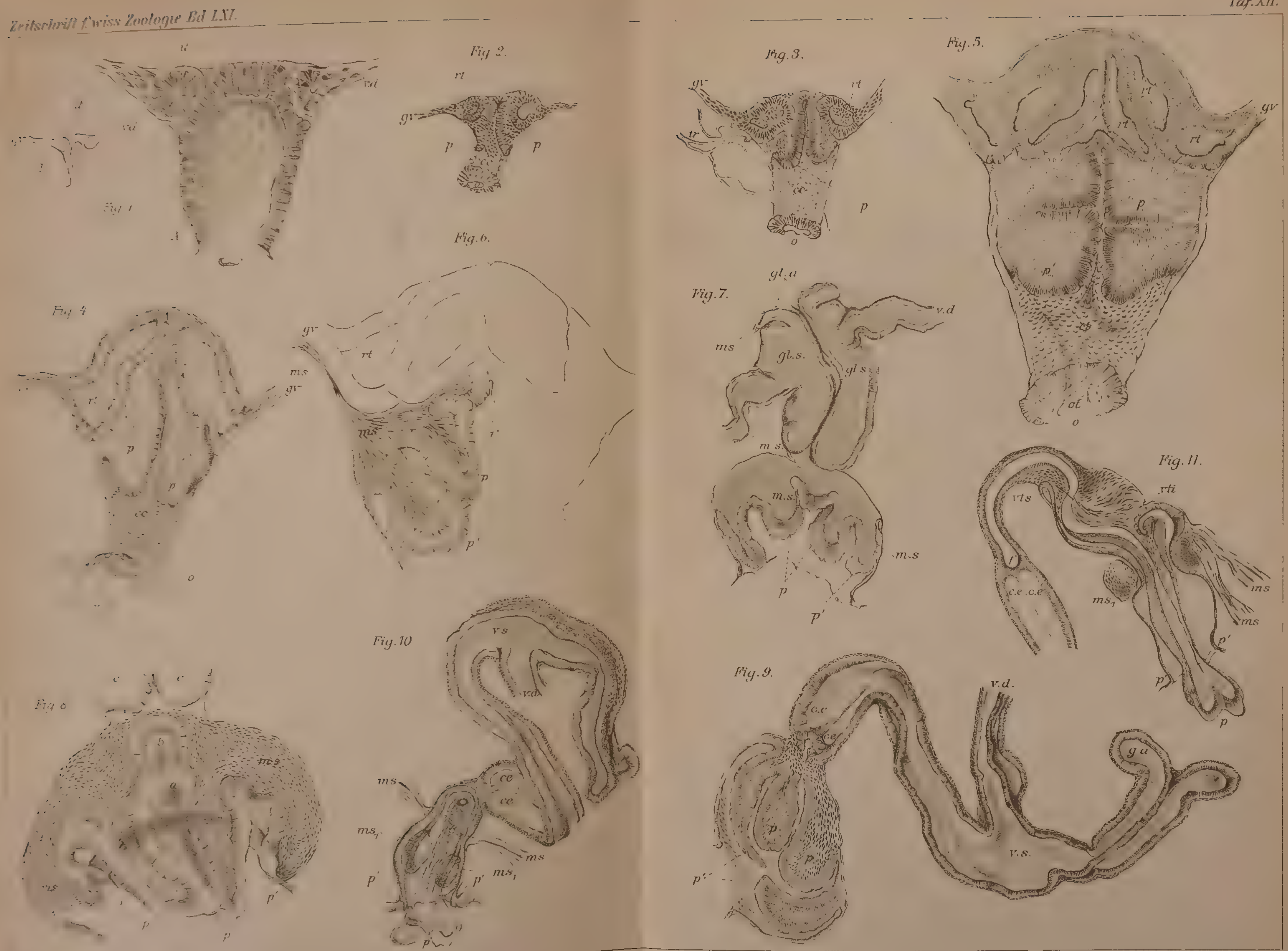




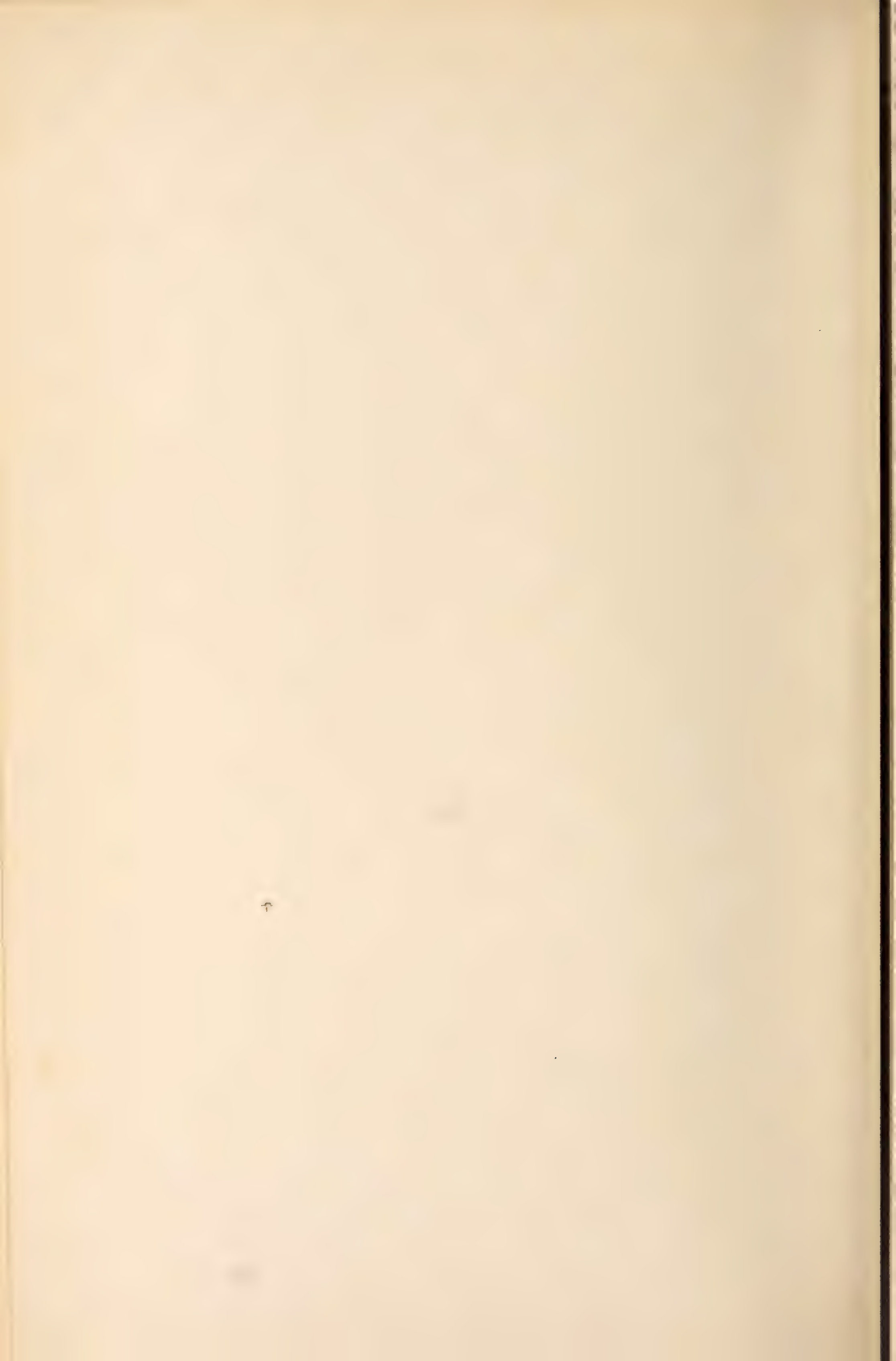

Fig. 1.
it
vd
gv
B.
A.
Fig. 2.
rt
p
cc
Fig. 4.
o
Fig. 6.
ms
r
p'
Fig. 8.
c
b
a
Fig. 10.
v.s.
ce
ms_1


Fig. 3.
gv
rt
tr
ct
p
o
Fig. 5.
rt
rt
rt
gv
p
p'
ct
ct
o
Fig. 7.
gl.a
v.d
ms
gl.s.
gl.s
m.s.
m.s.
m.s
p
p'
Fig. 11.
vts
vti
f
c.e. c.e
ms
ms
ms
p'
p'
p
Fig. 9.
c.e.
c.e
v.d.
g.a
p
p
p'
v.s.

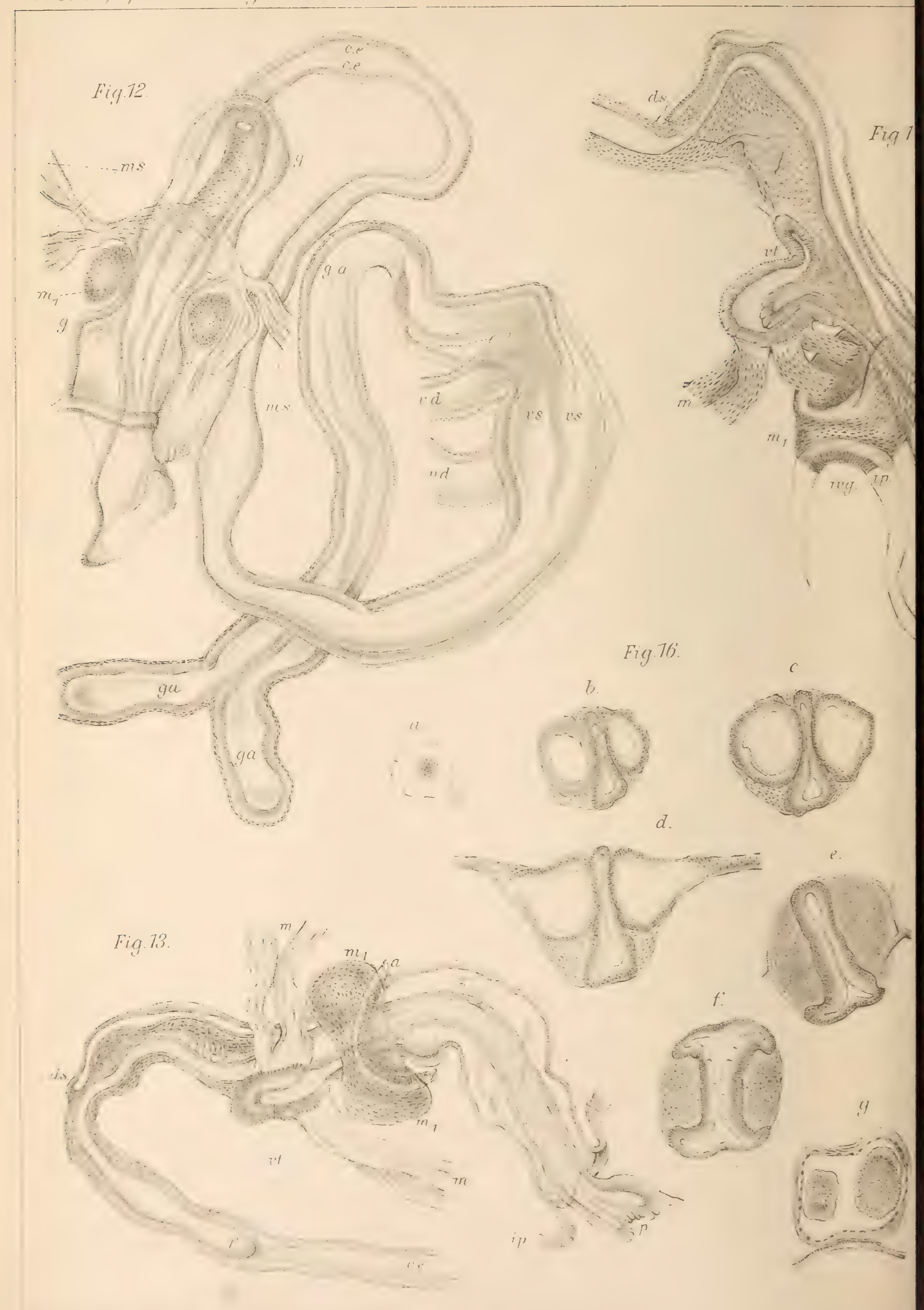




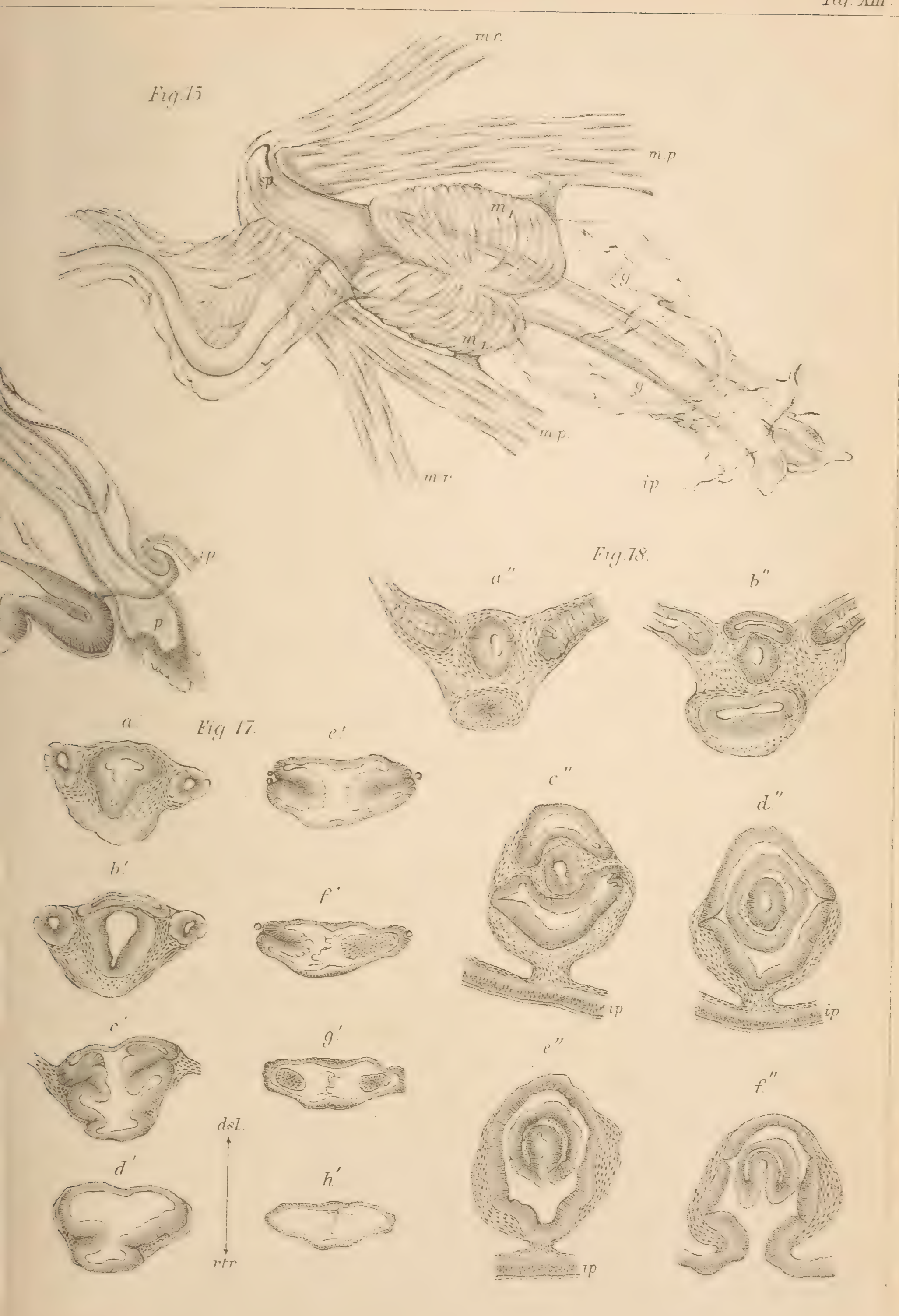
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

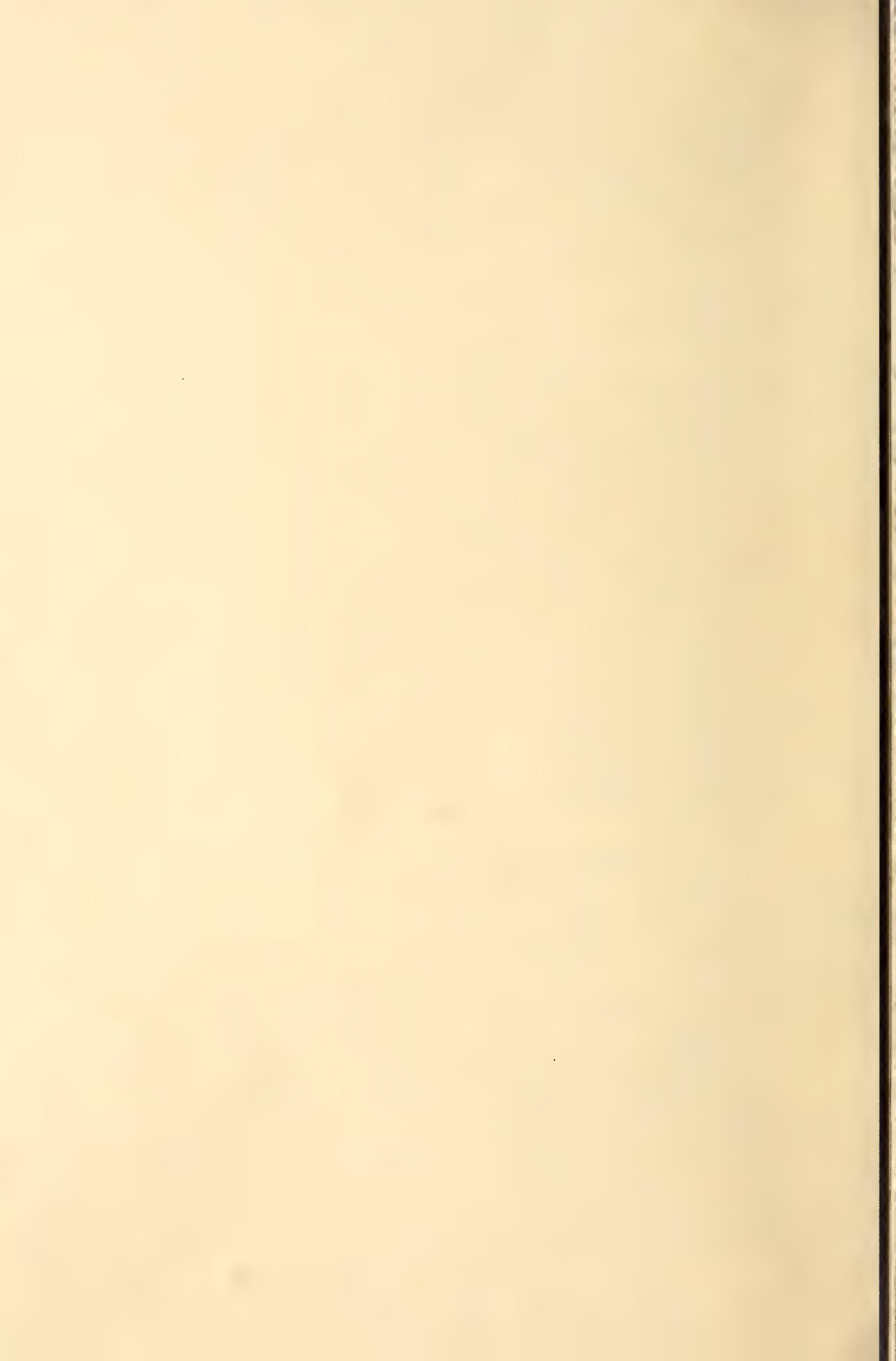


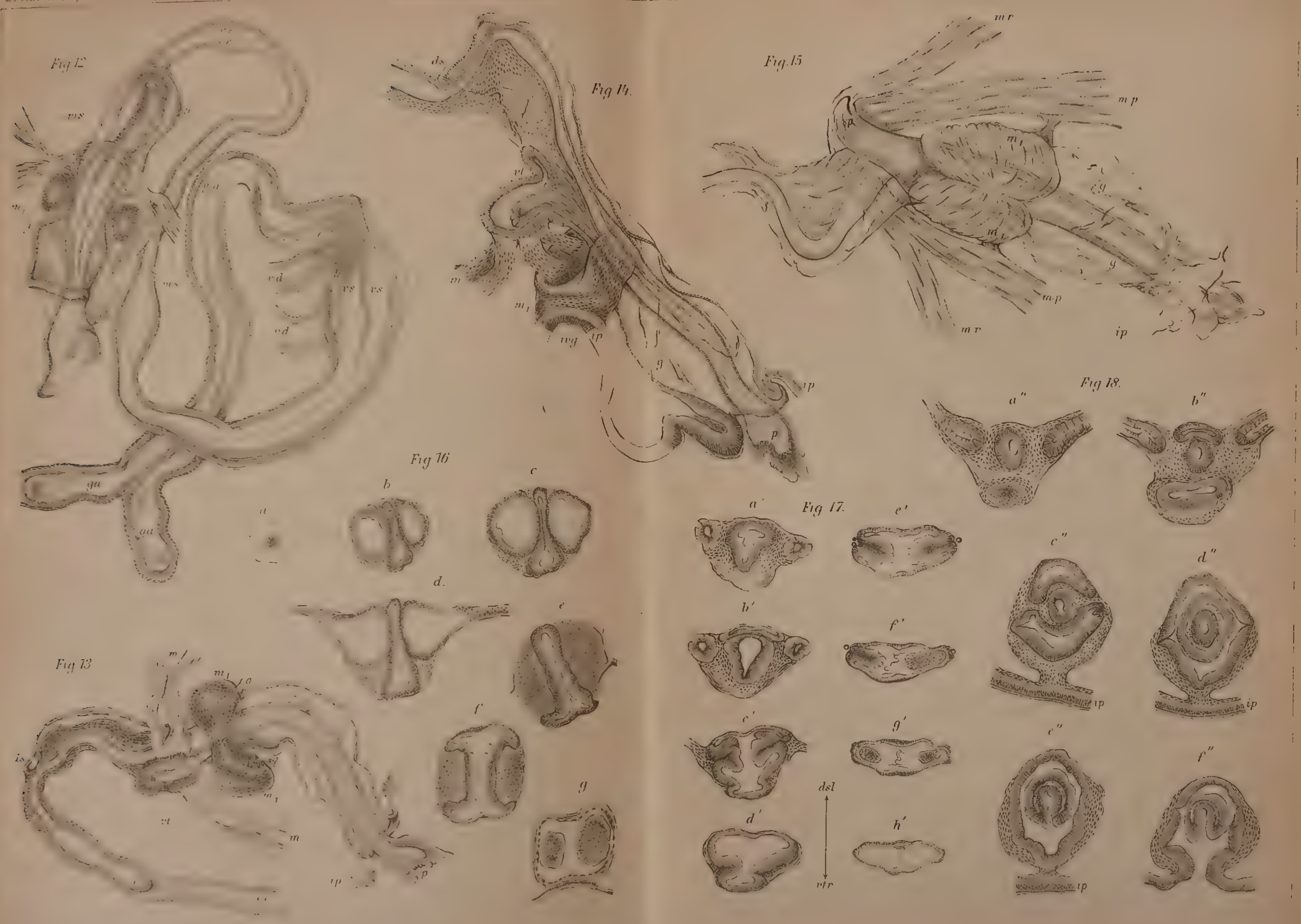




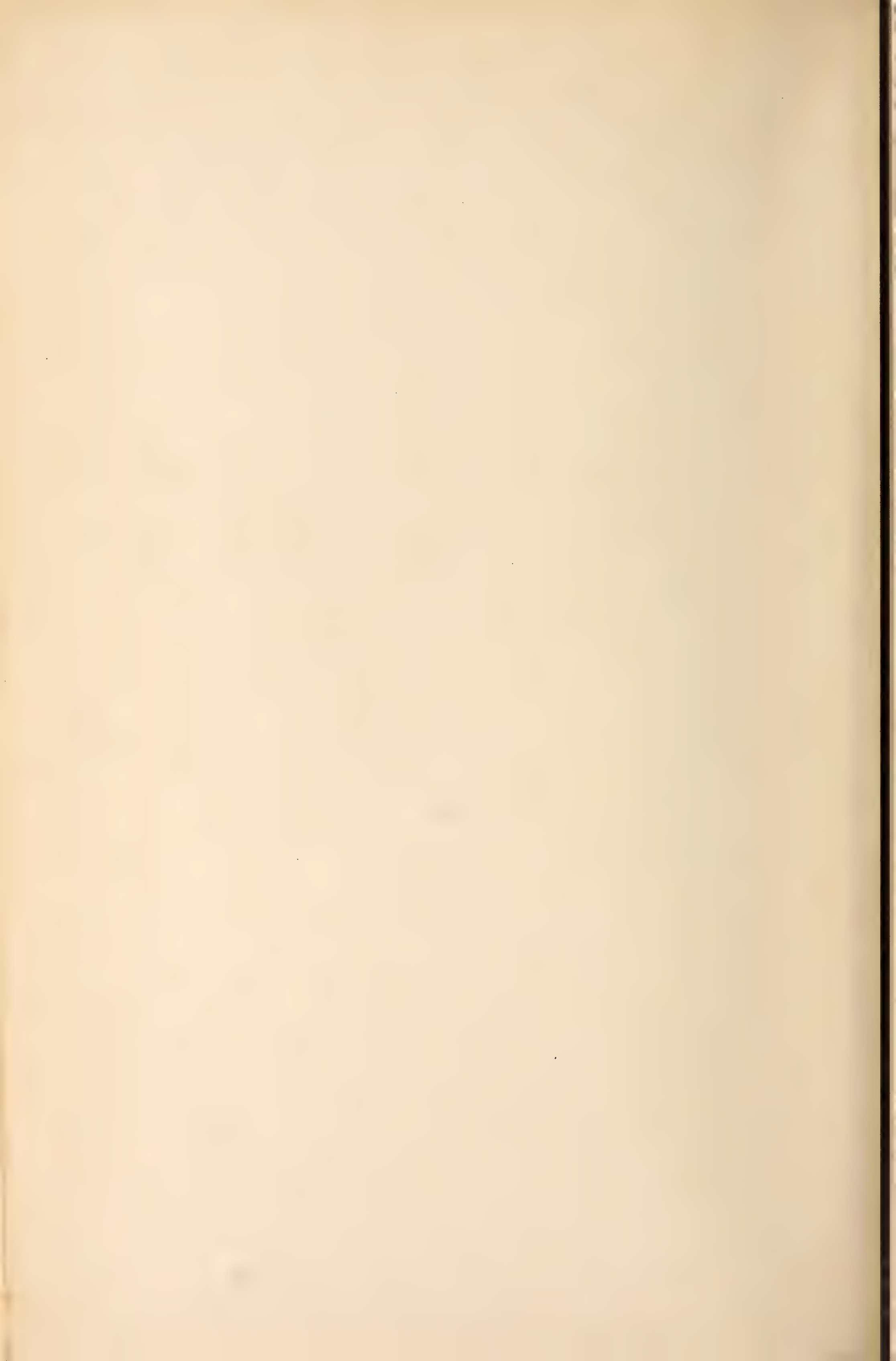
Verlag v. Wilhelm


Fig. 15
m r.
m p
p
m_1
g
g
m_1
m p.
m r
ip
ip
p
Fig. 18.
a''
b''
Fig 17.
a'
e'
b'
f'
c''
d''
ip
ip
c'
g'
e''
f''
dsl.
d'
h'
vtr
ip





Wilhelm Engelmann in Leipzig.





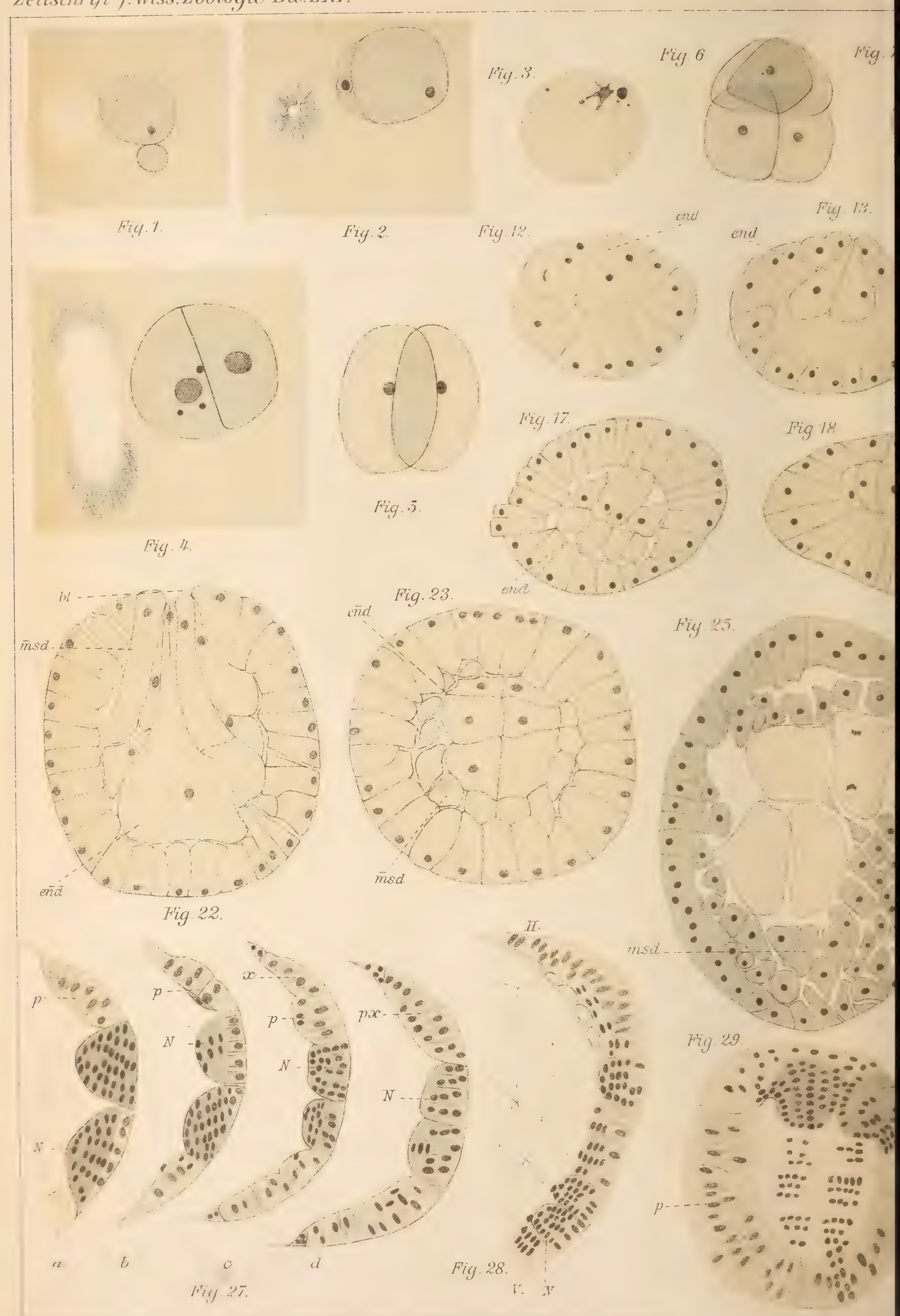
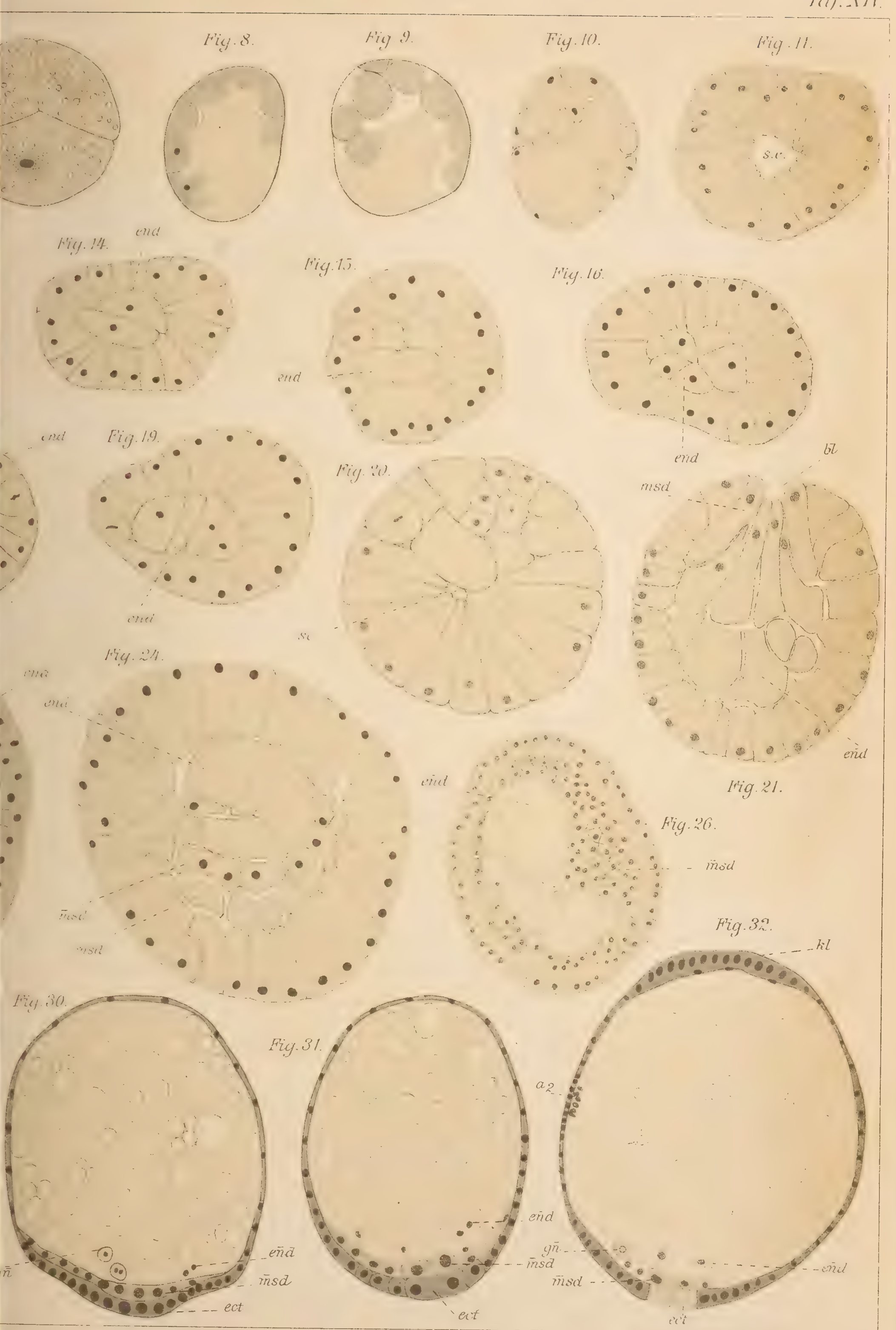


Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4. Fig. 5. Fig. 6. Fig. 12. Fig. 13. Fig. 17. Fig. 18. Fig. 22. Fig. 23. Fig. 25. Fig. 27. Fig. 28. Fig. 29.


Fig. 8.
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 11.
s.c.
Fig. 14.
end
Fig. 15.
end
Fig. 16.
end
Fig. 19.
end
Fig. 20.
Fig. 21.
bl
msd
end
Fig. 24.
end
msd
Fig. 26.
msd
Fig. 30.
Fig. 31.
Fig. 32.
kl
a2
end
gn
msd
ect

mann

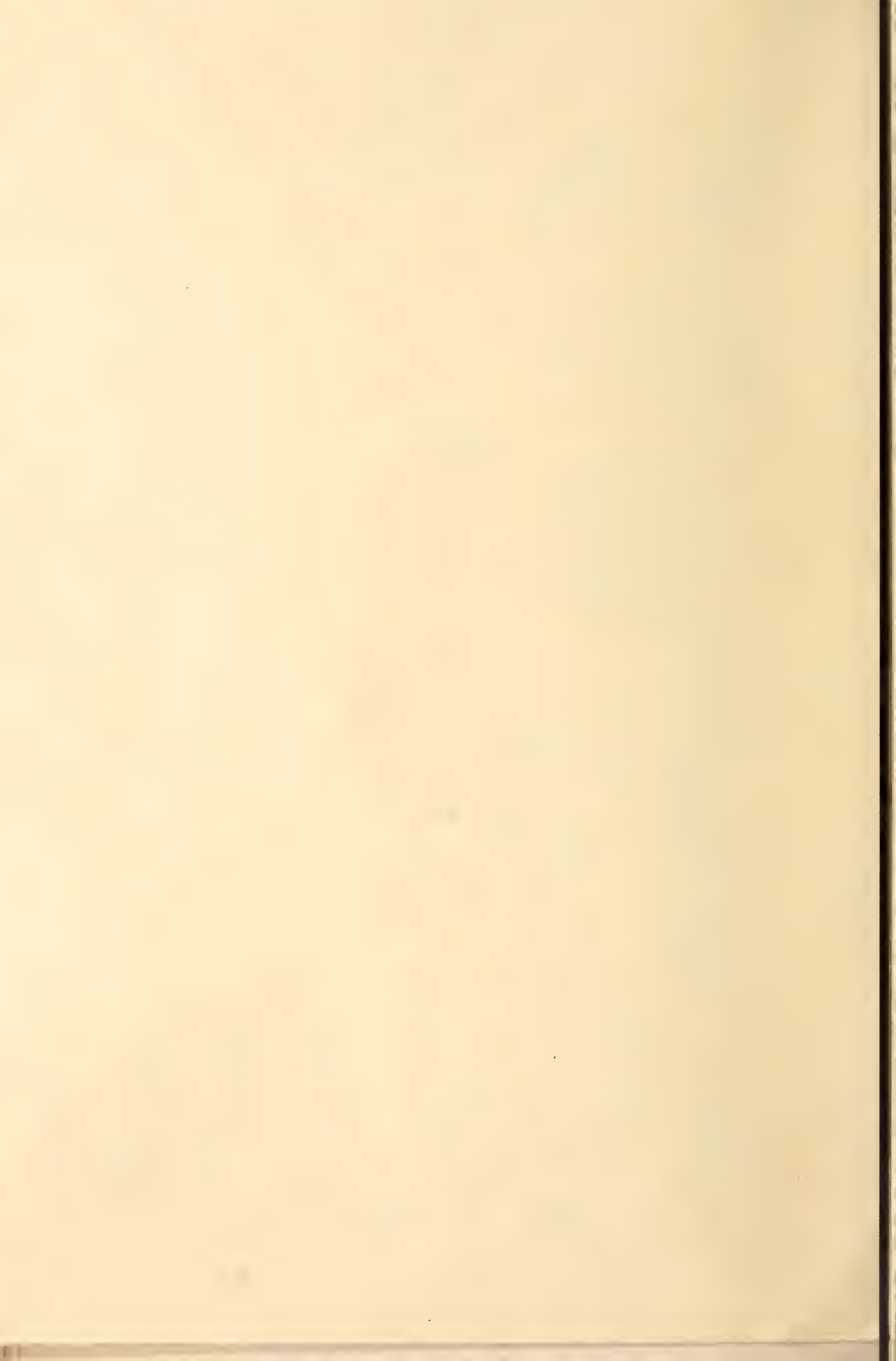


Fig. 1 Fig. 2 Fig. 3 Fig. 4 Fig. 5 Fig. 6 Fig. 7 Fig. 8 Fig. 9 Fig. 10. Fig. 11

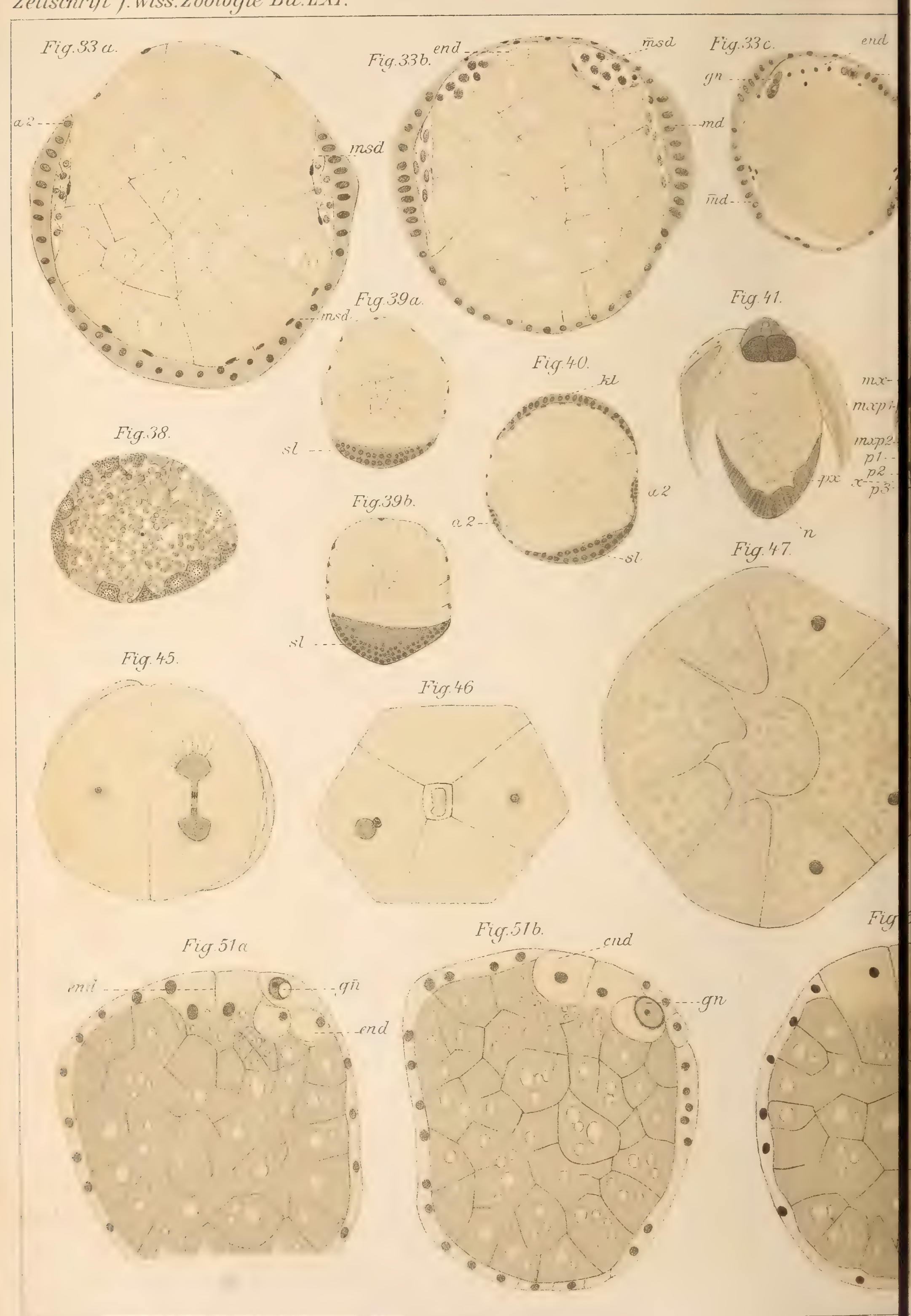
Fig. 12 Fig. 13 Fig. 14. Fig. 15 Fig. 16 Fig. 17 Fig. 18 Fig. 19 Fig. 20 Fig. 21.

Fig. 22. Fig. 23 Fig. 24. Fig. 25 Fig. 26 Fig. 27. Fig. 28. Fig. 29 Fig. 30 Fig. 31. Fig. 32.

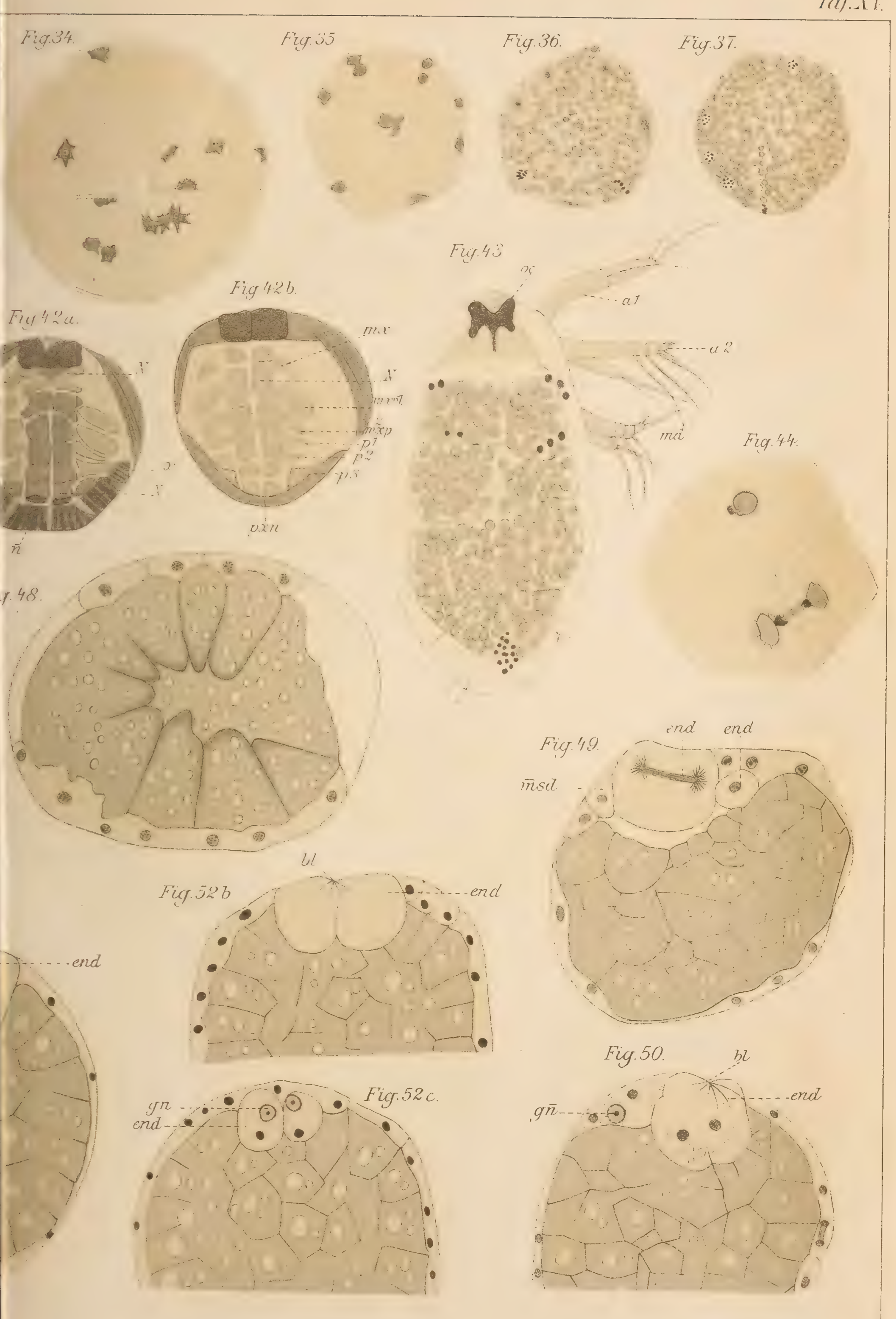
a b c d

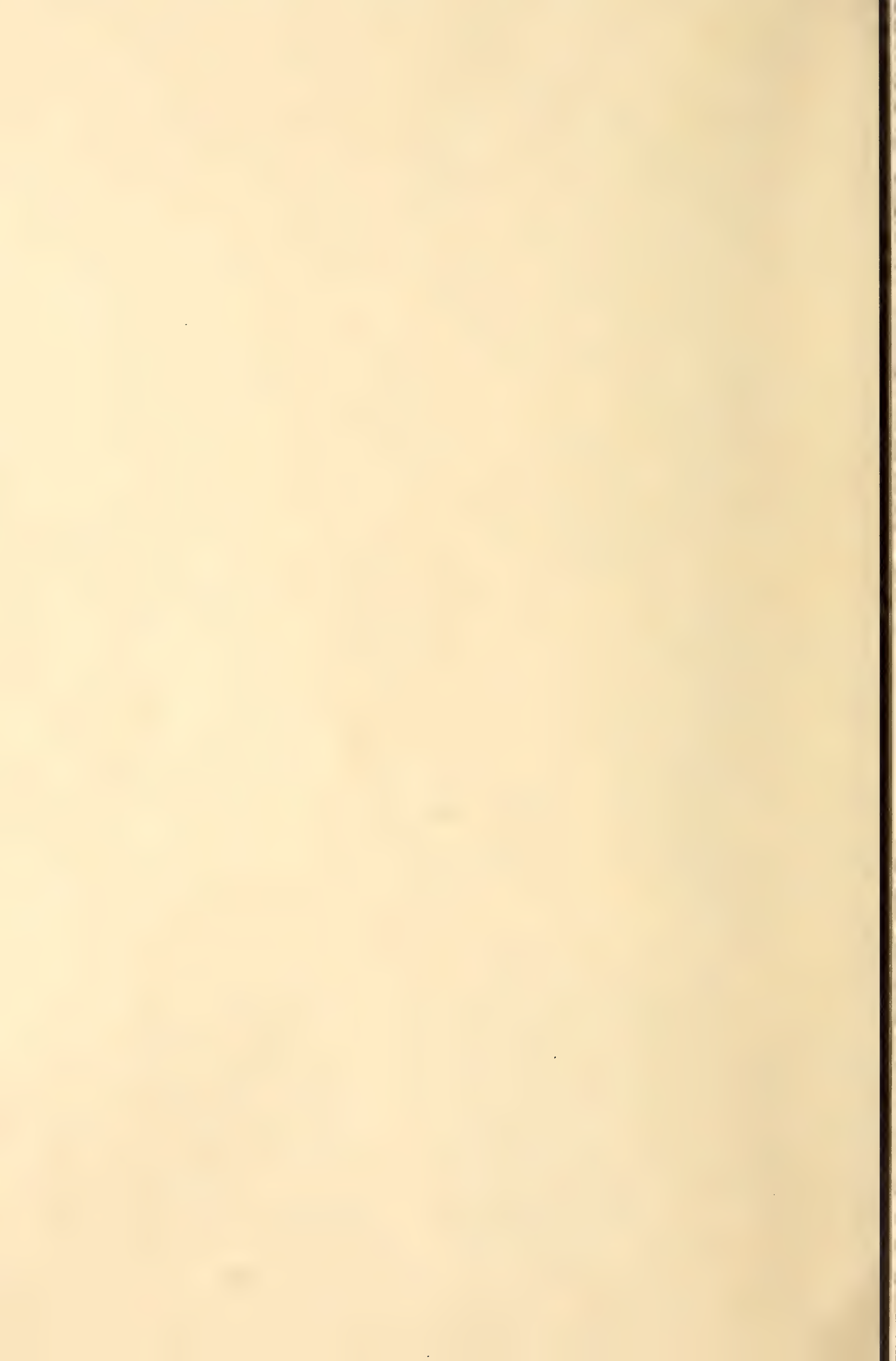


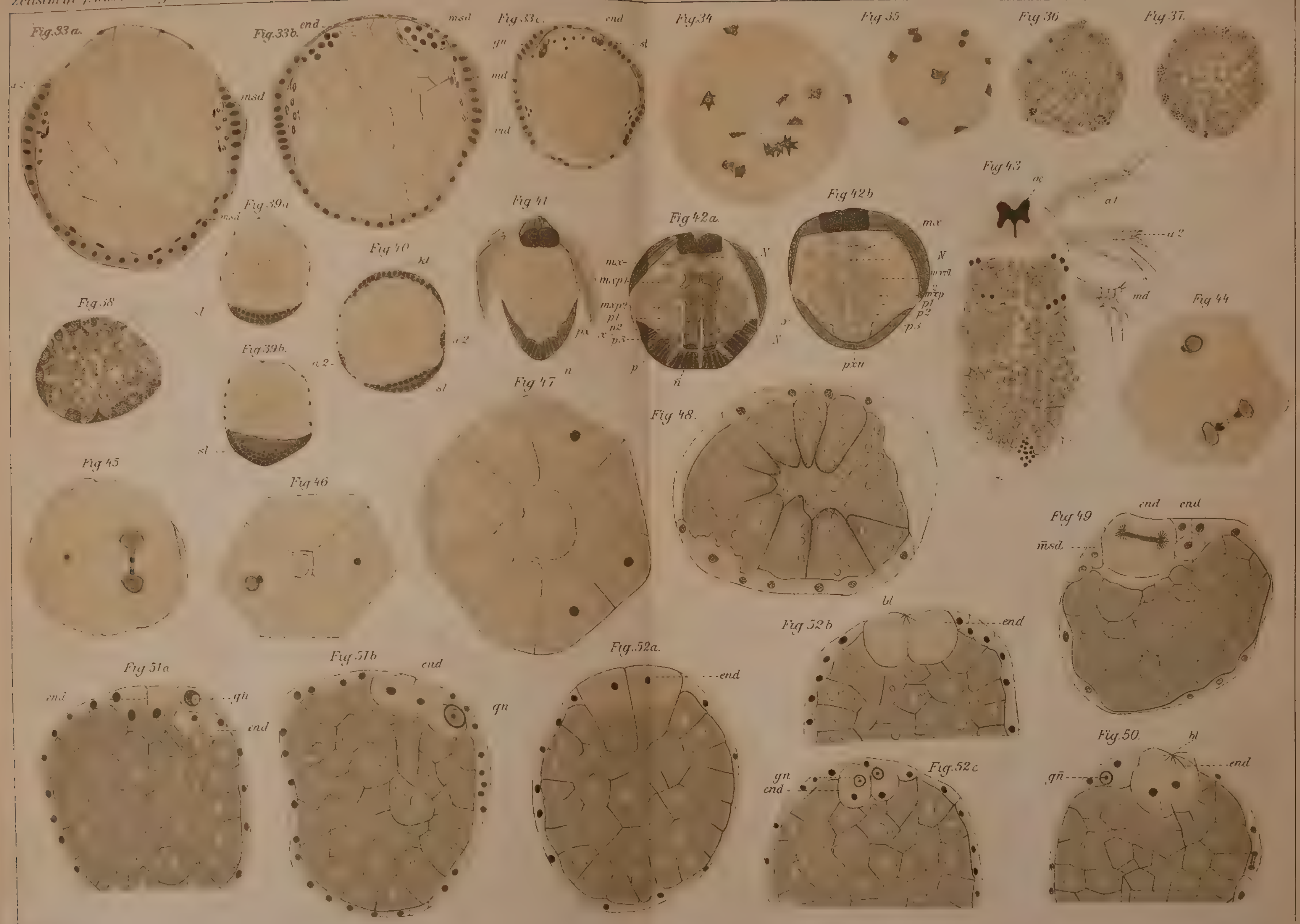




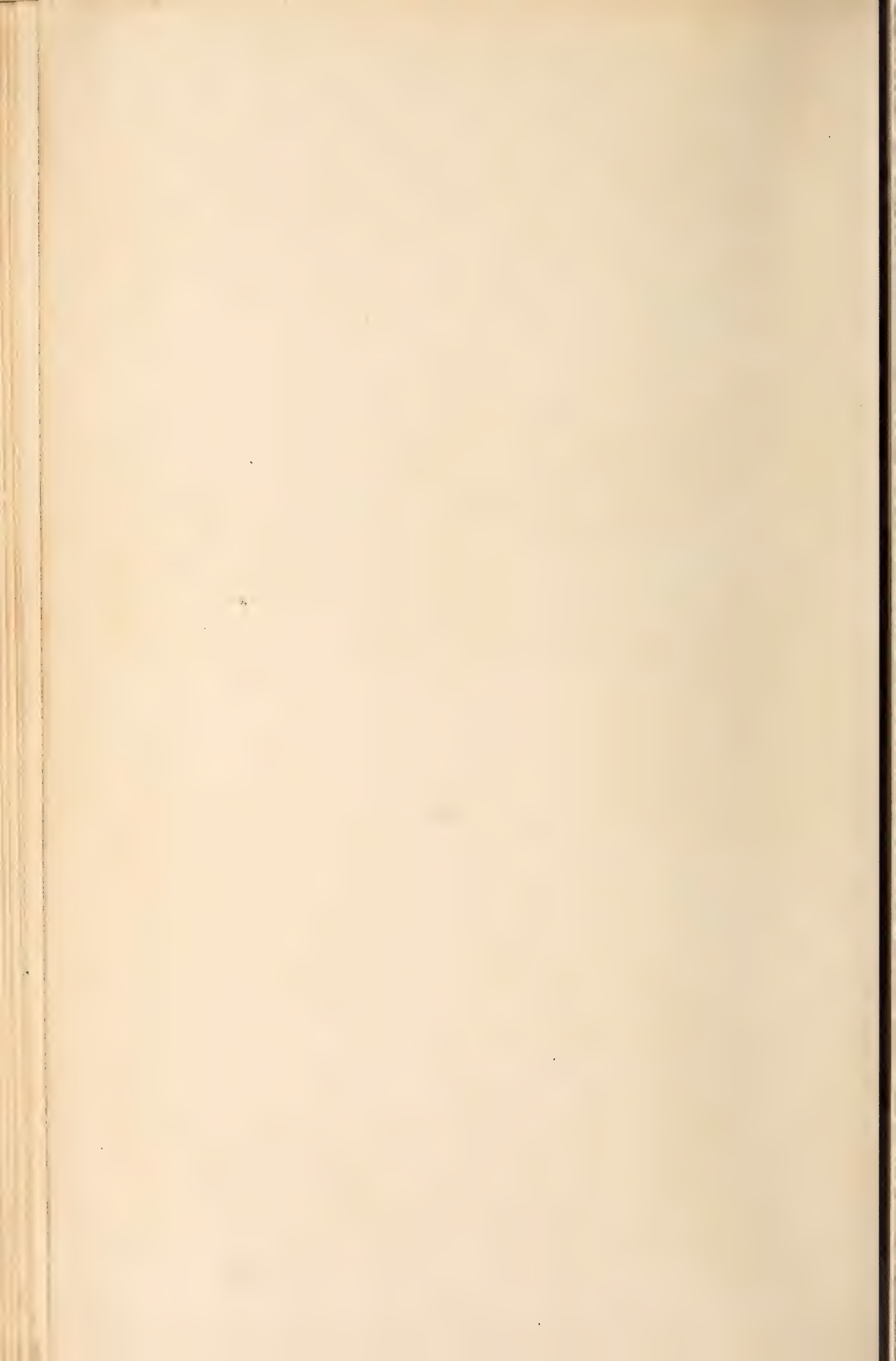
Verlag v.Wilhel


Fig. 34.
Fig. 35
Fig. 36.
Fig. 37.
Fig. 43
a1
a2
md
Fig. 44.
Fig 42 b.
mx
N
mxp
p1
p2
p3
pxn
Fig 42 a.
N
x
n
g. 48.
Fig. 49.
end
end
msd
bl
Fig. 52 b
end
end
Fig. 50.
bl
end
gn
gn
end
Fig. 52 c.

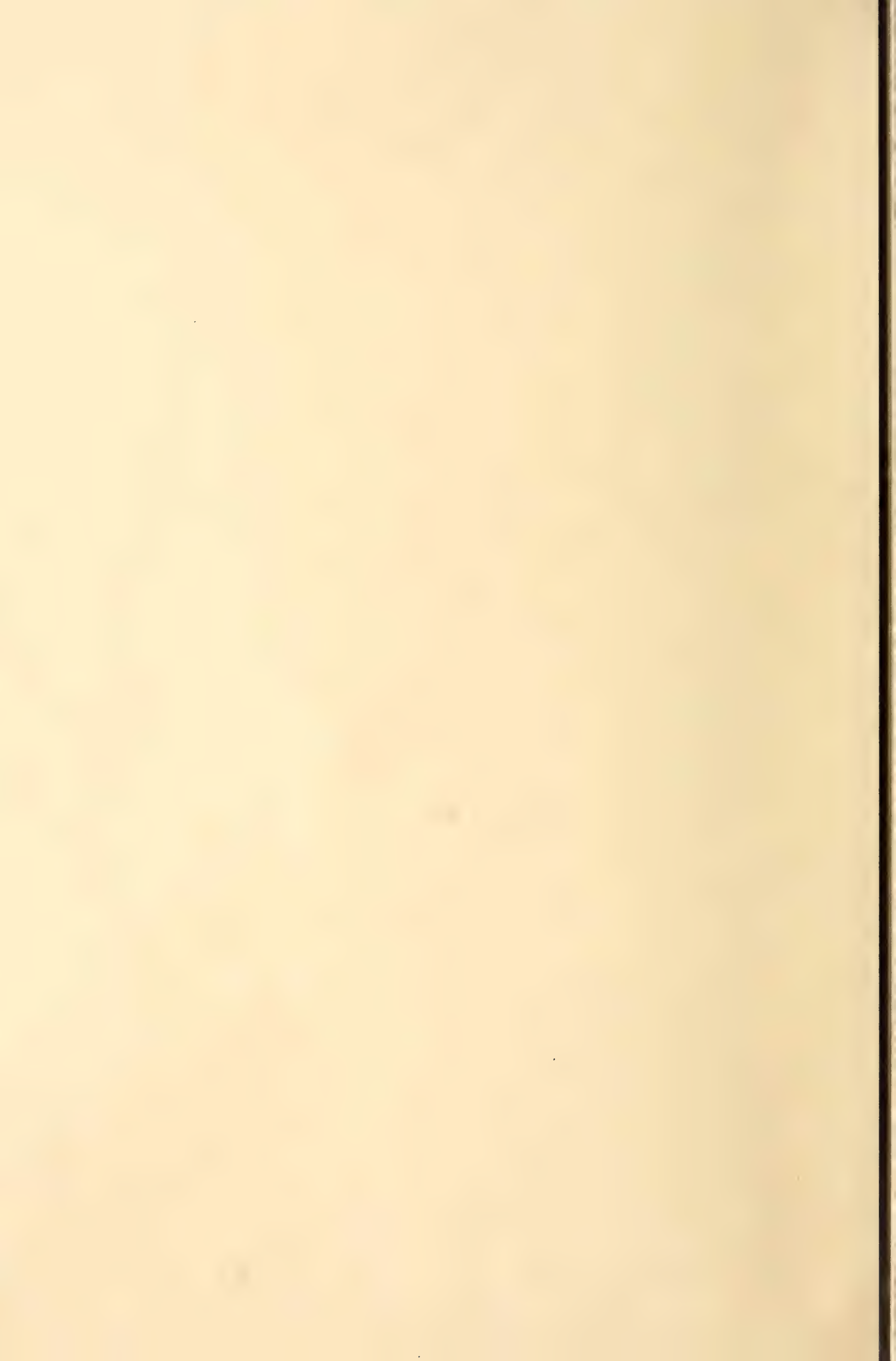


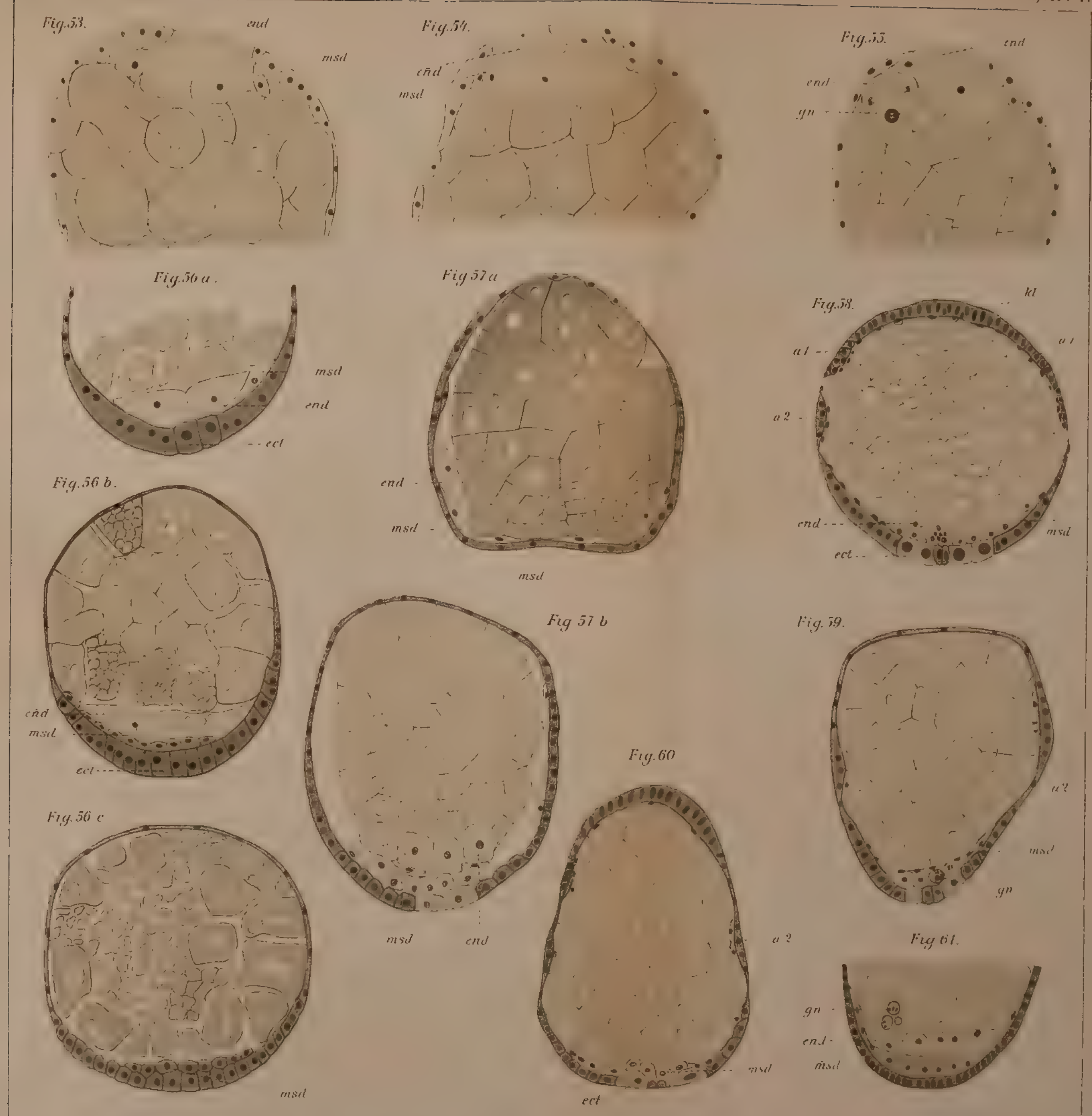


Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

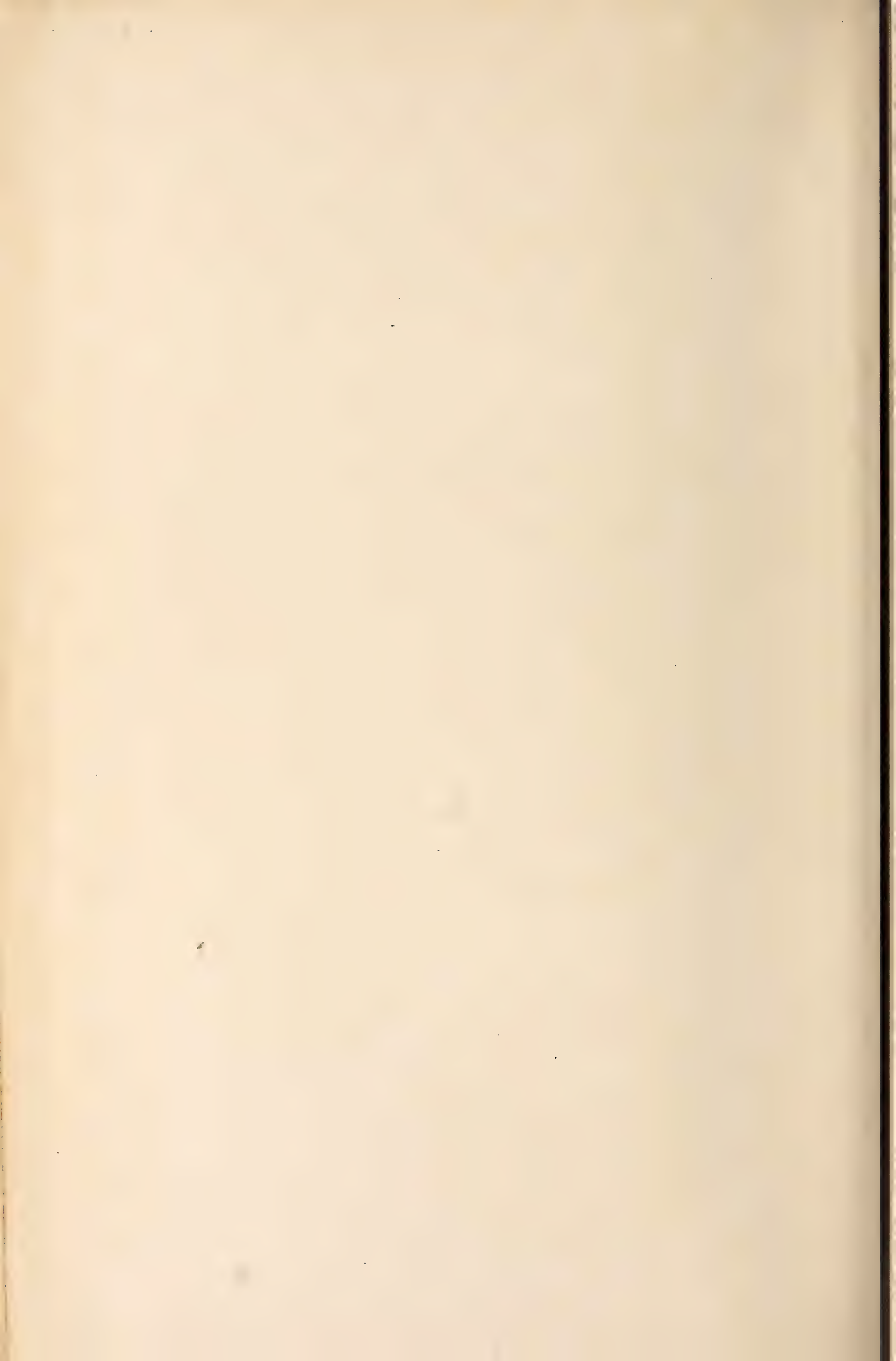


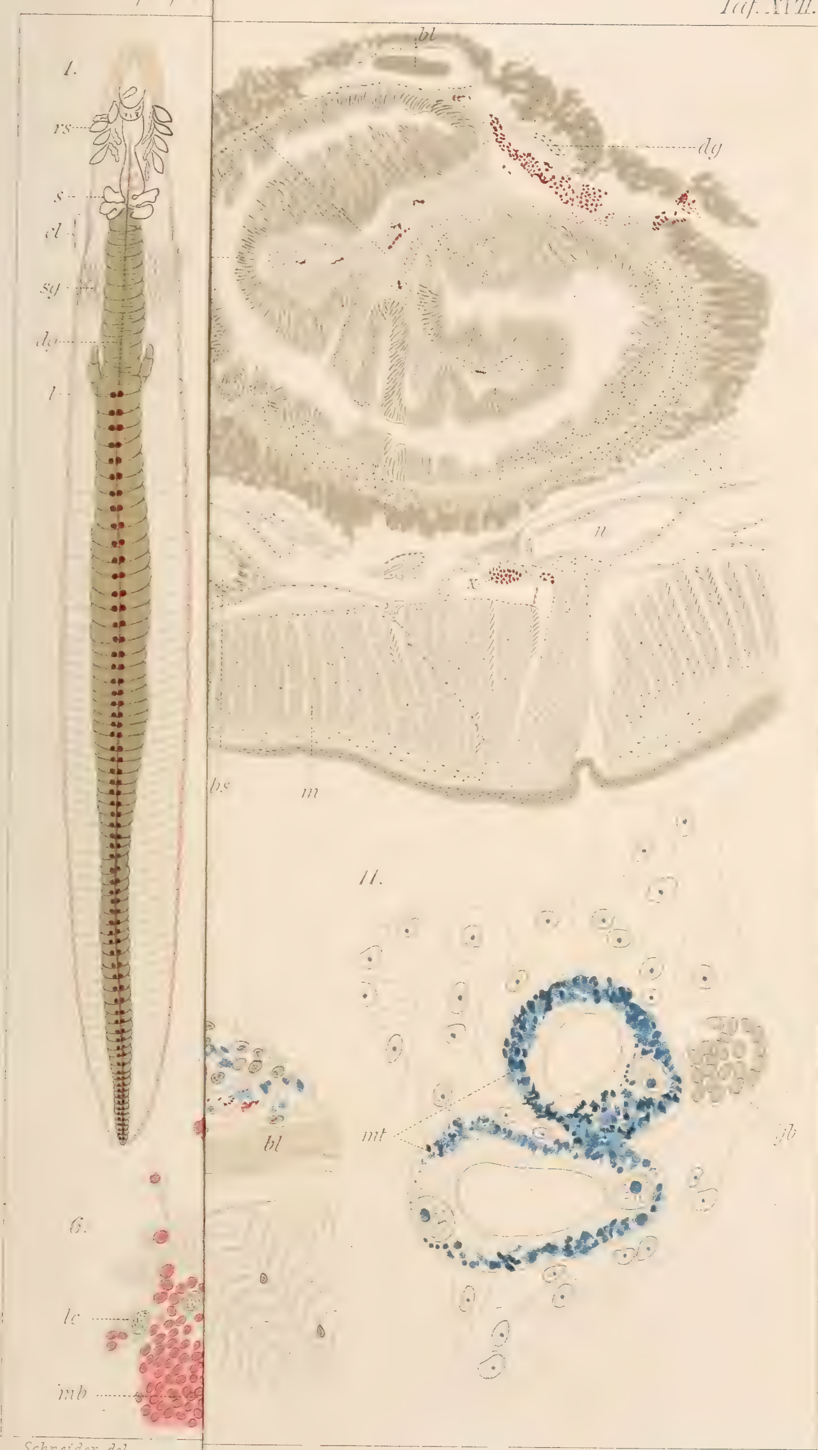


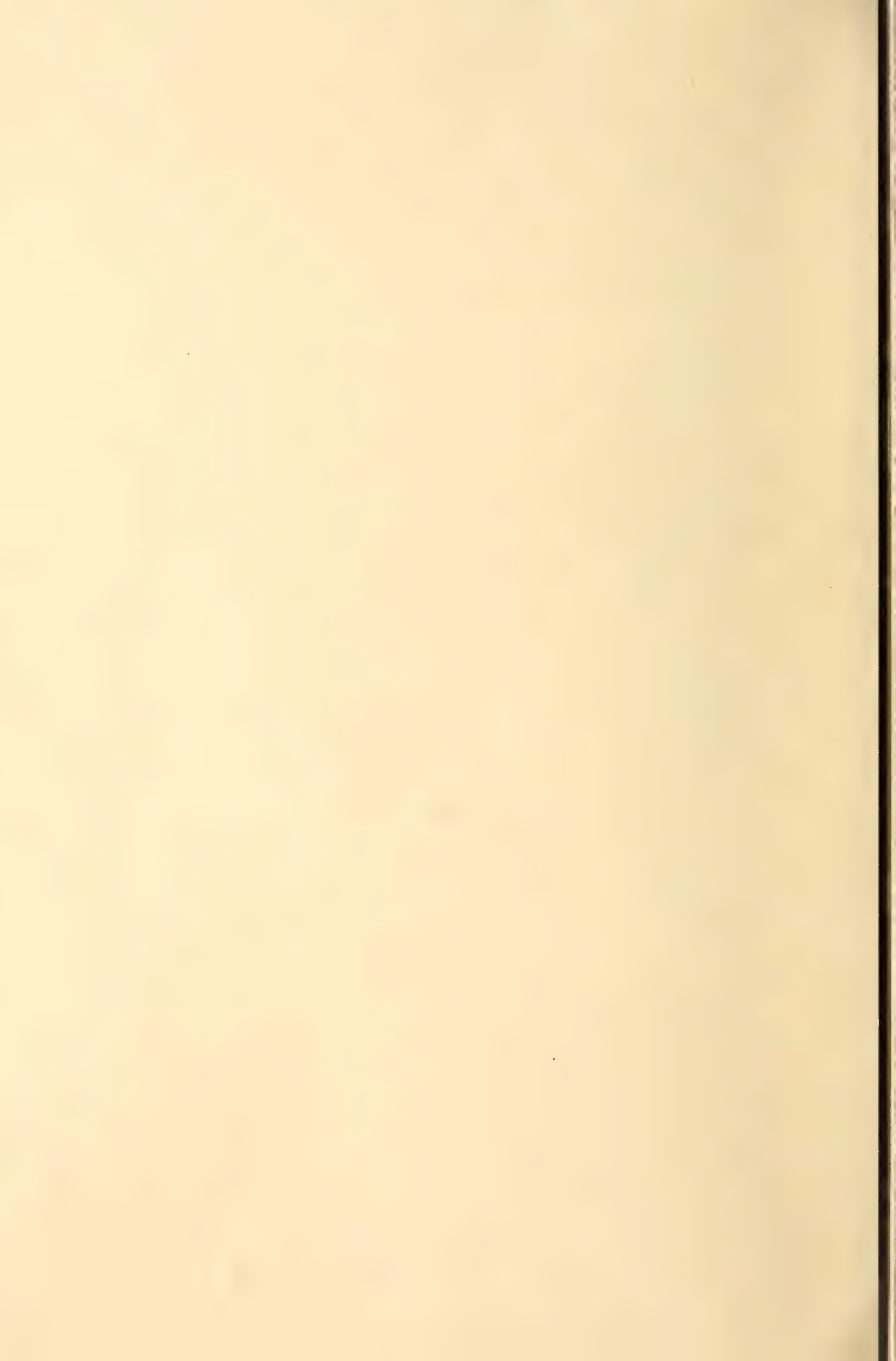




Schimkewitsch gez.
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

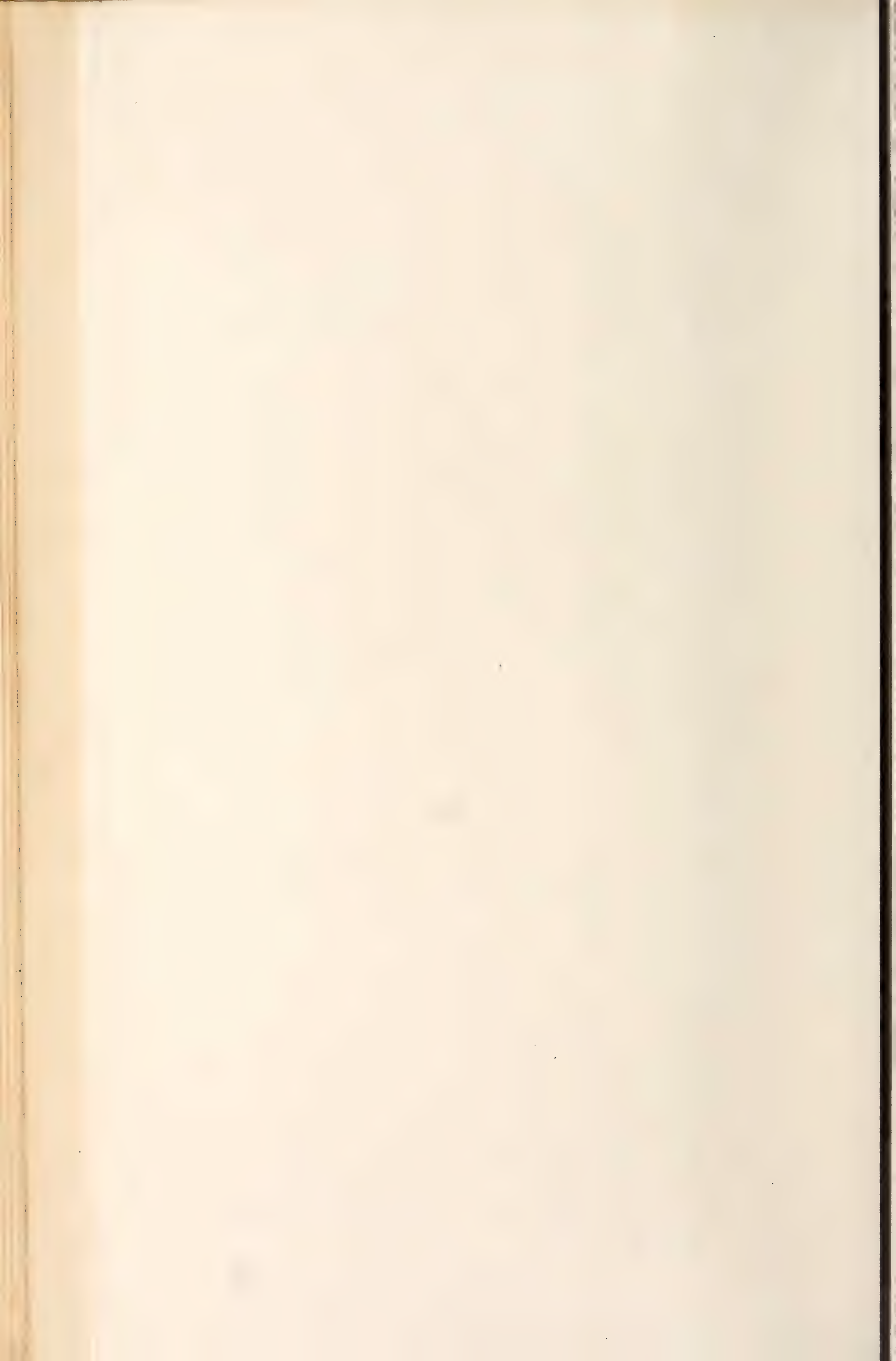


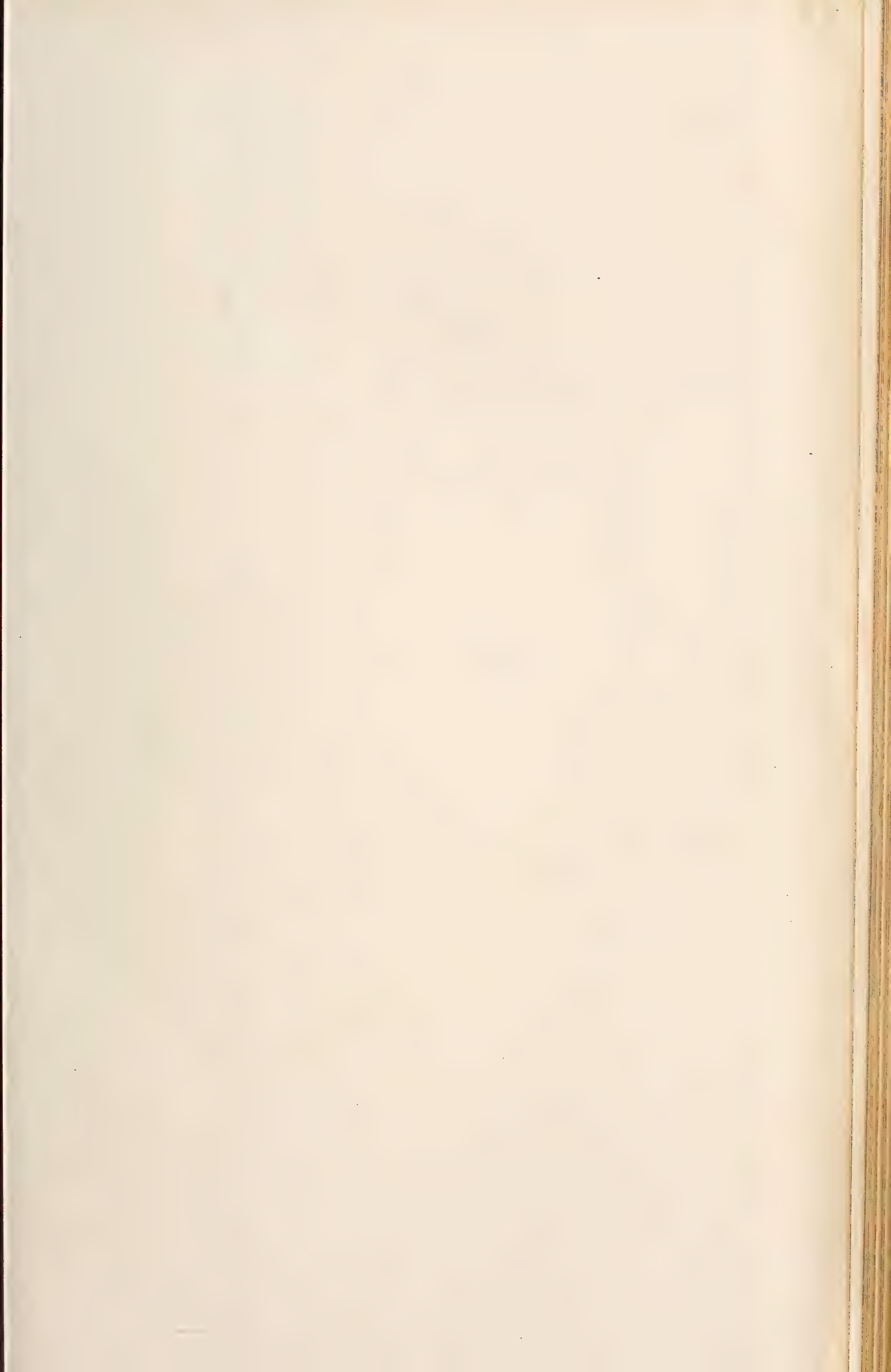

1.
rs
s
d
sg
do
l
bl
dg
n
x
bs
m
11.
mt
jb
bl
6.
lc
mb

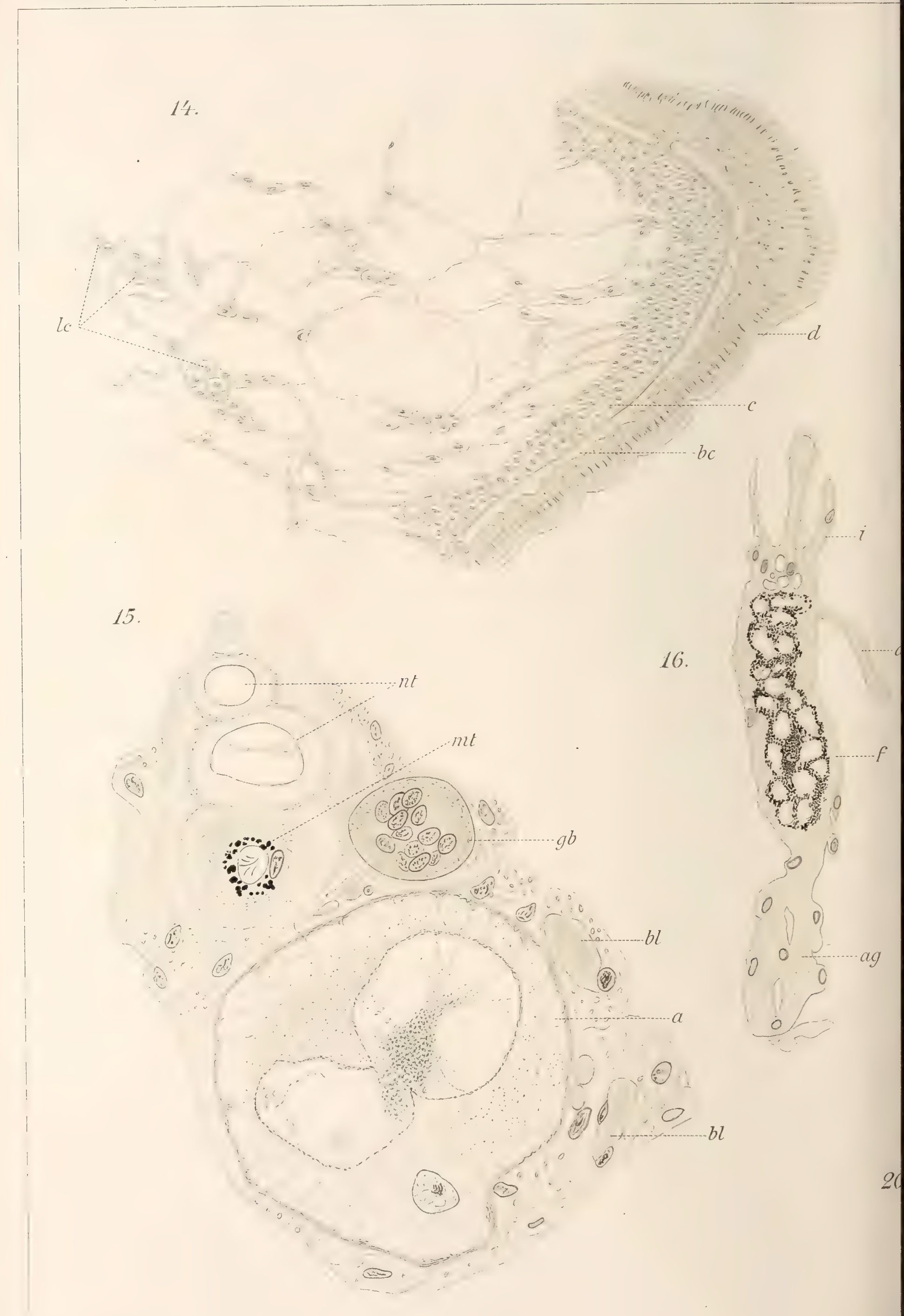


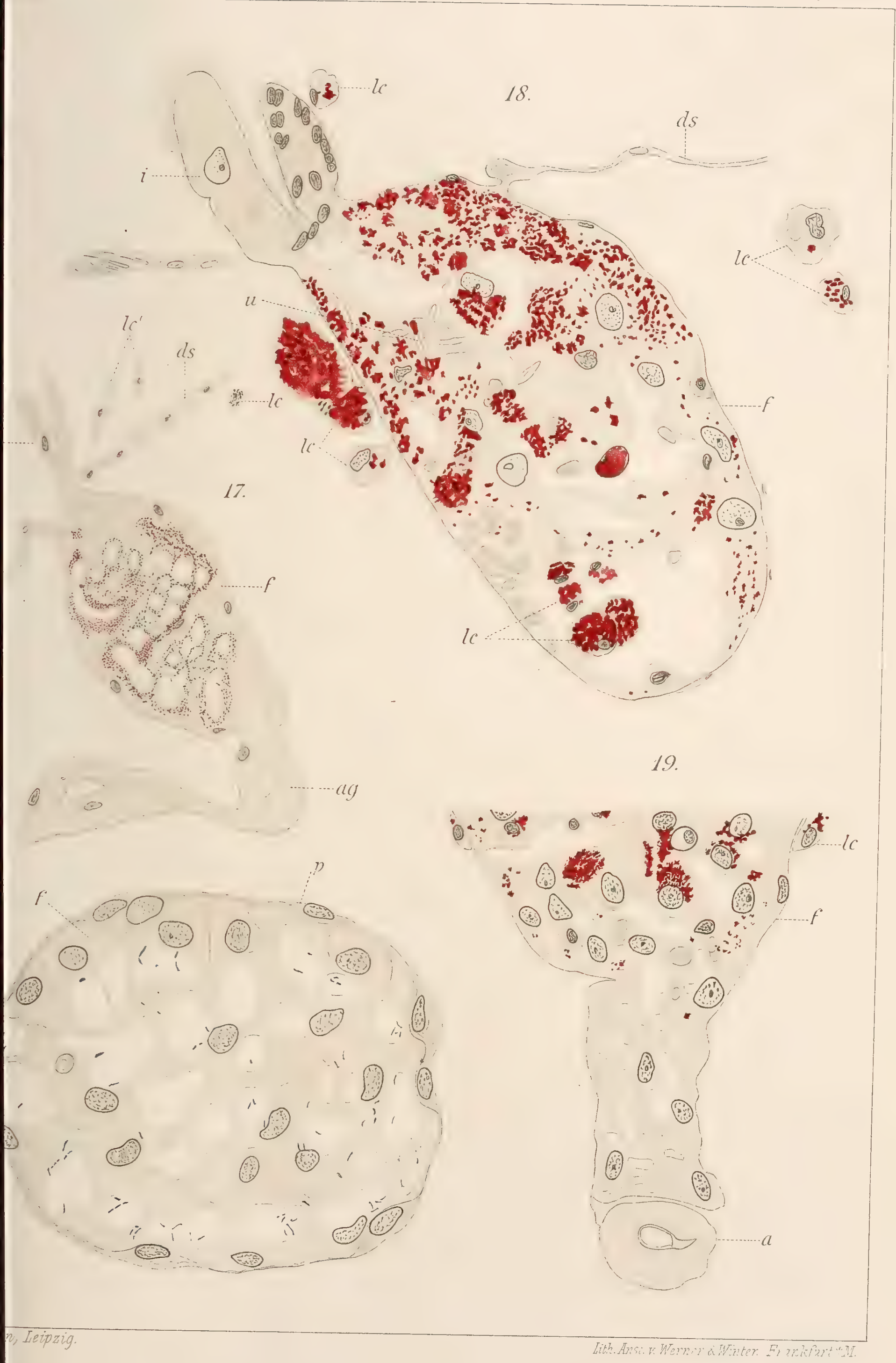
G. Schneider del.

Wilh. Engelmann, Leipzig.

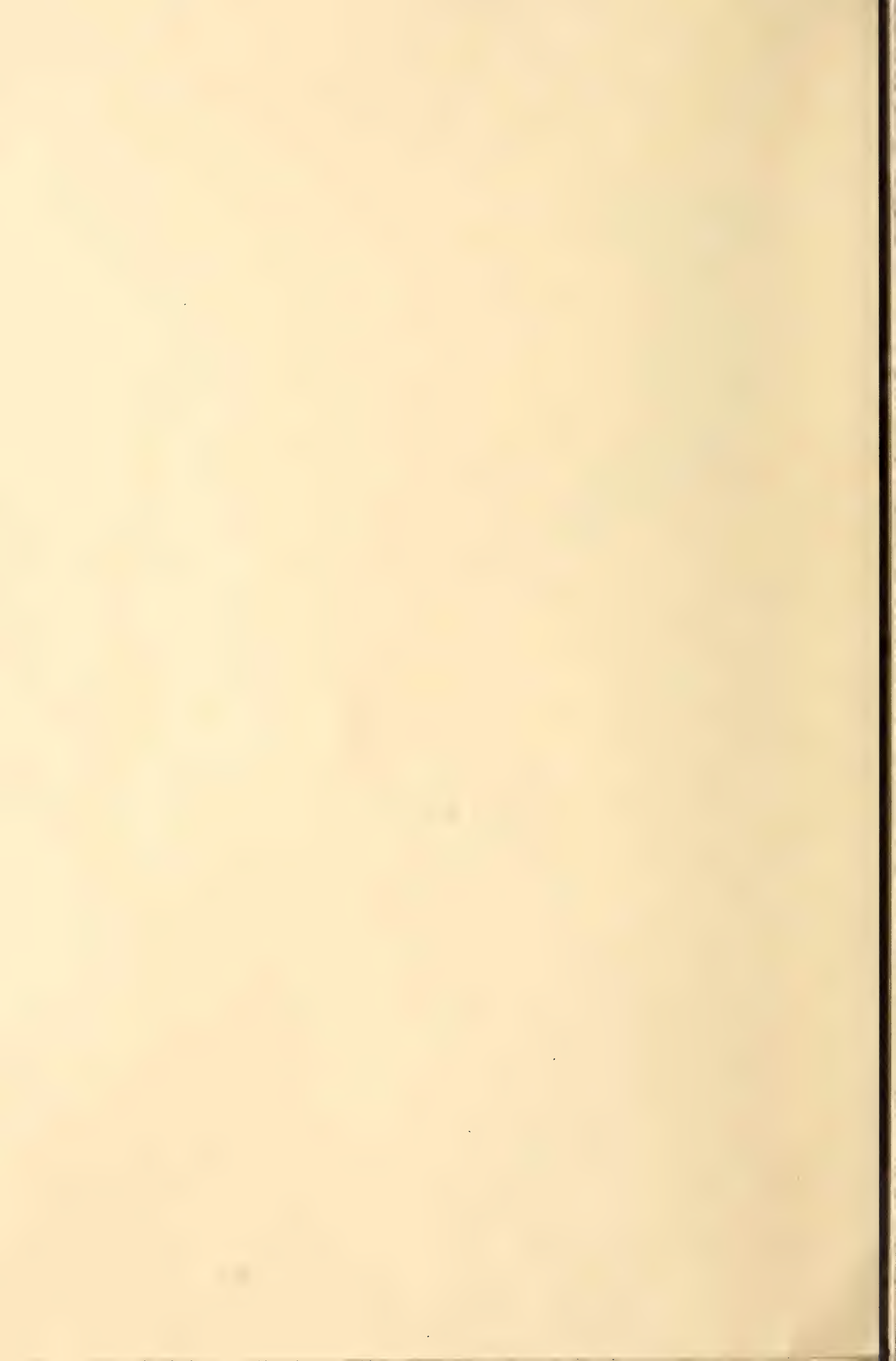


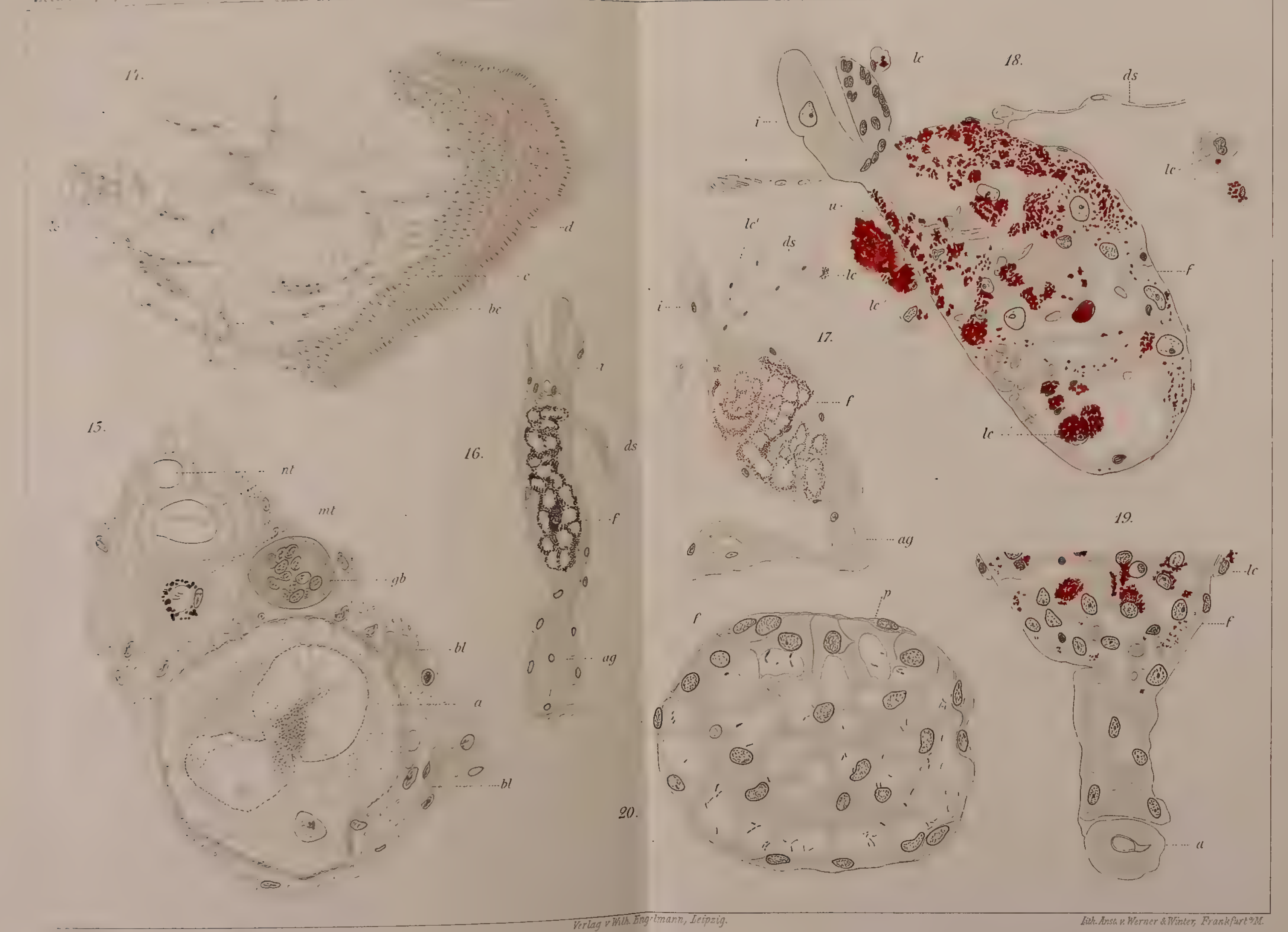



14.
lc
d
c
bc
15.
nt
mt
gb
bl
a
bl
16.
i
f
ag
20



n, Leipzig.
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.





Verlag v Wilh. Engelmann, Leipzig. lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.



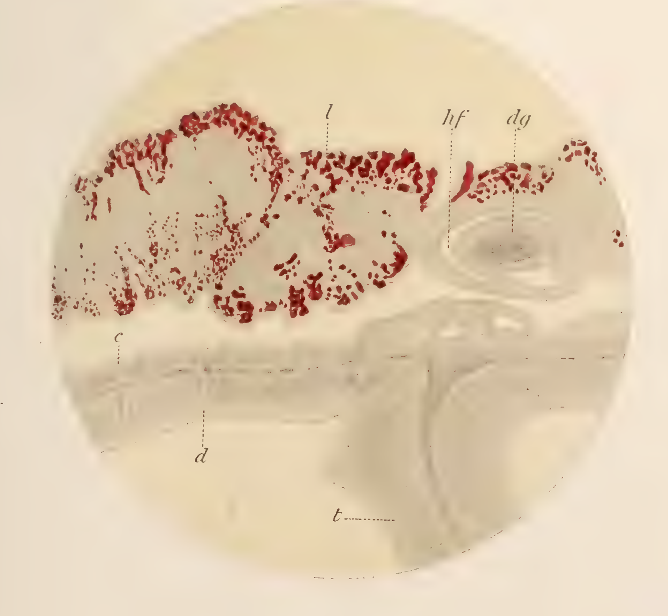



21.
l
dg
bl
l
c
d
t
22.
so
t
d
so

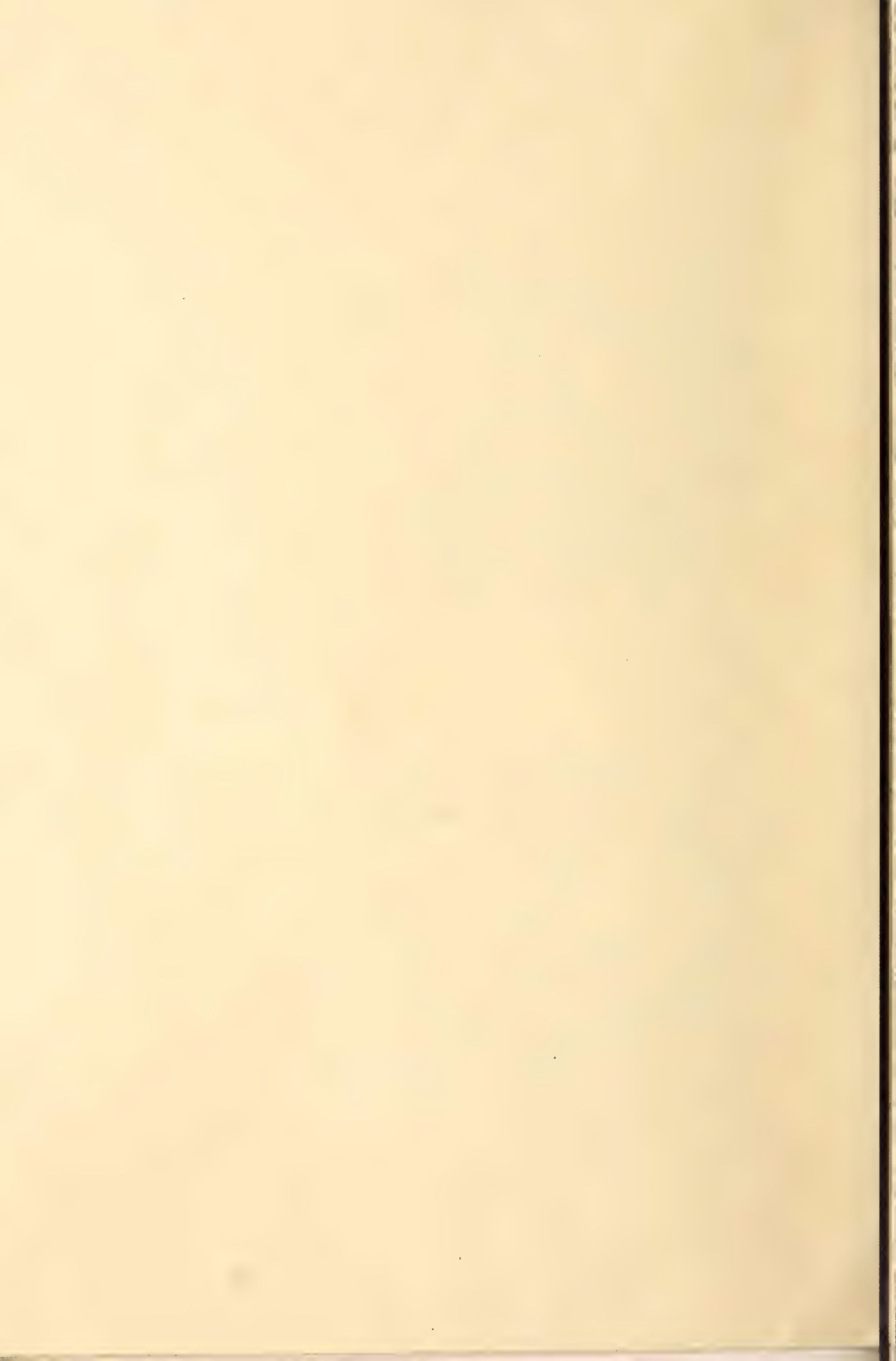
23.

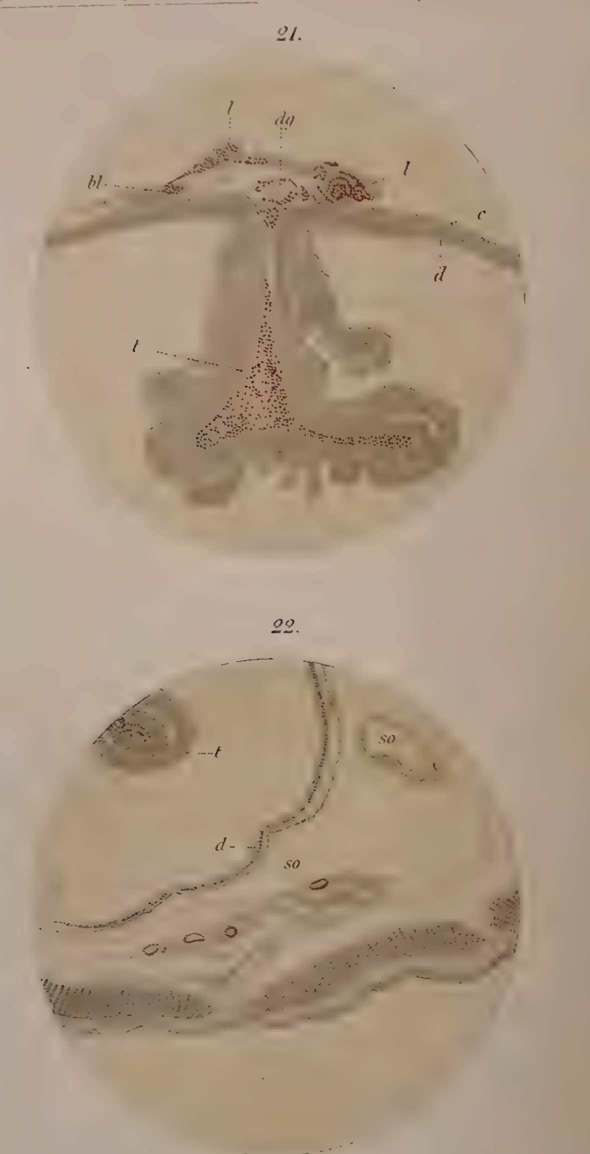


24.



Leipzig.
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.





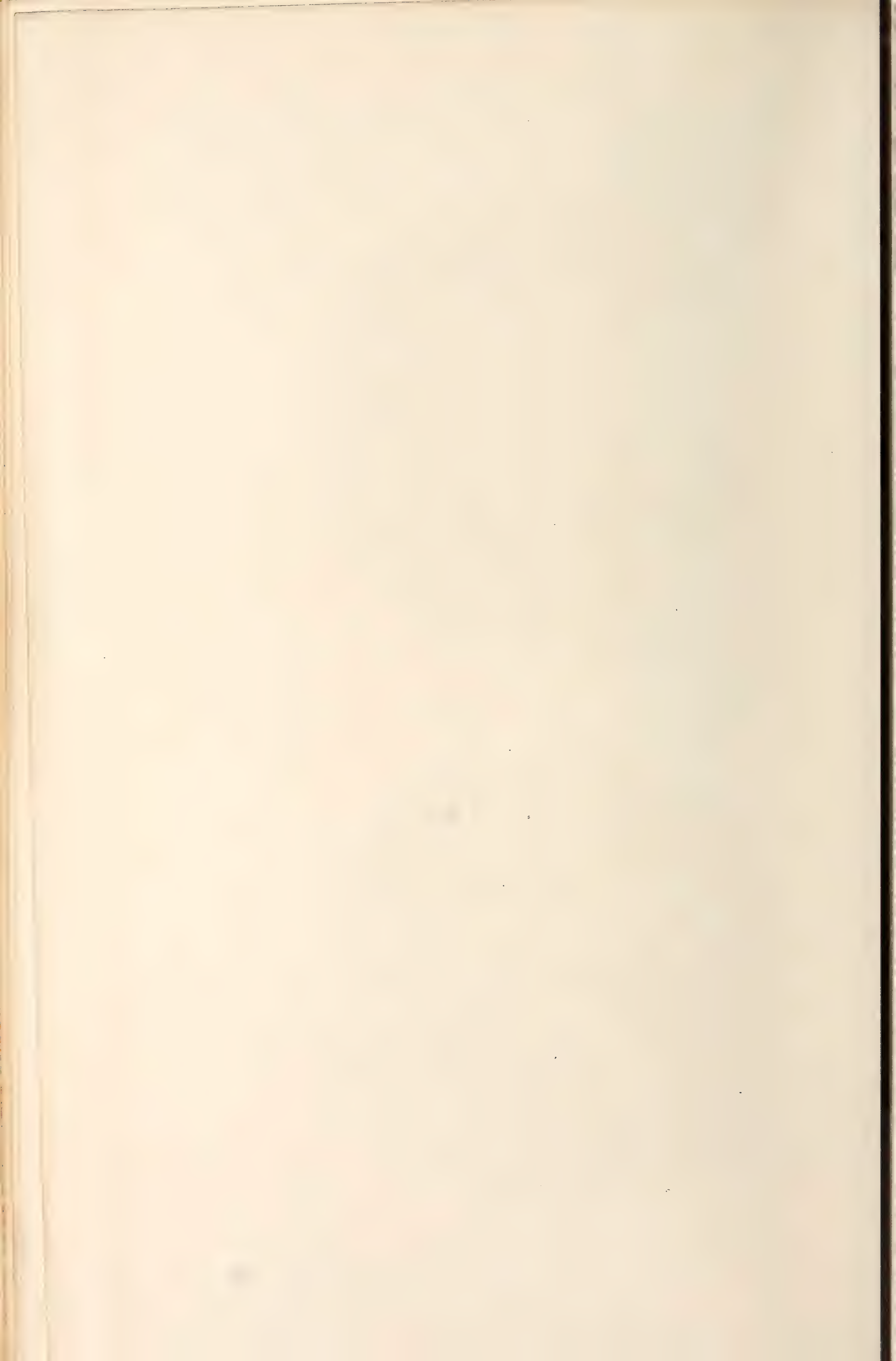
23.

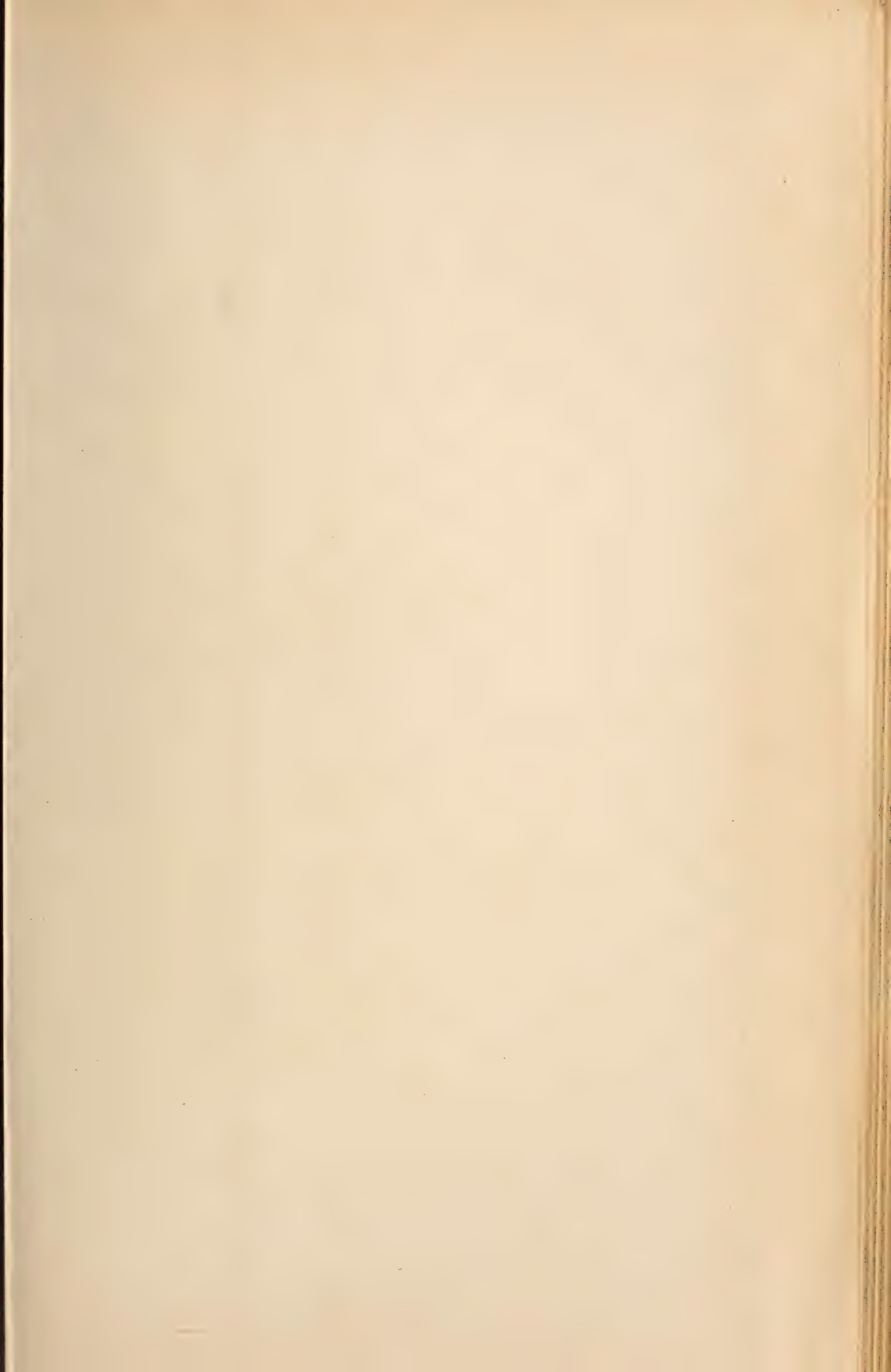
dg
n
c
d
x
t
bs

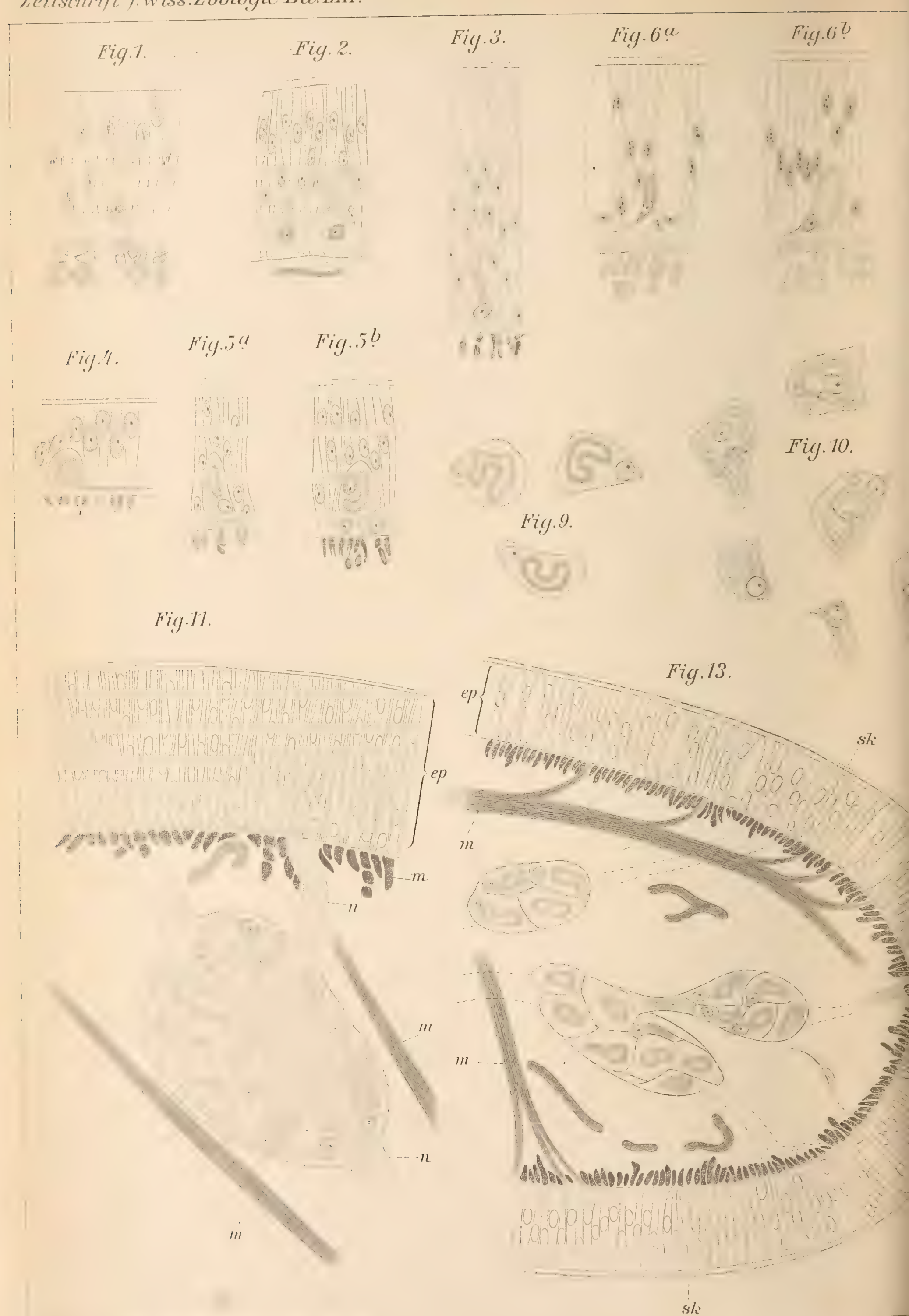
24.

l
hf
dg
c
d
t

Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig.






Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 6a
Fig. 6b
Fig. 4.
Fig. 5a
Fig. 5b
Fig. 10.
Fig. 9.
Fig. 11.
Fig. 13.
ep
sk
m
n

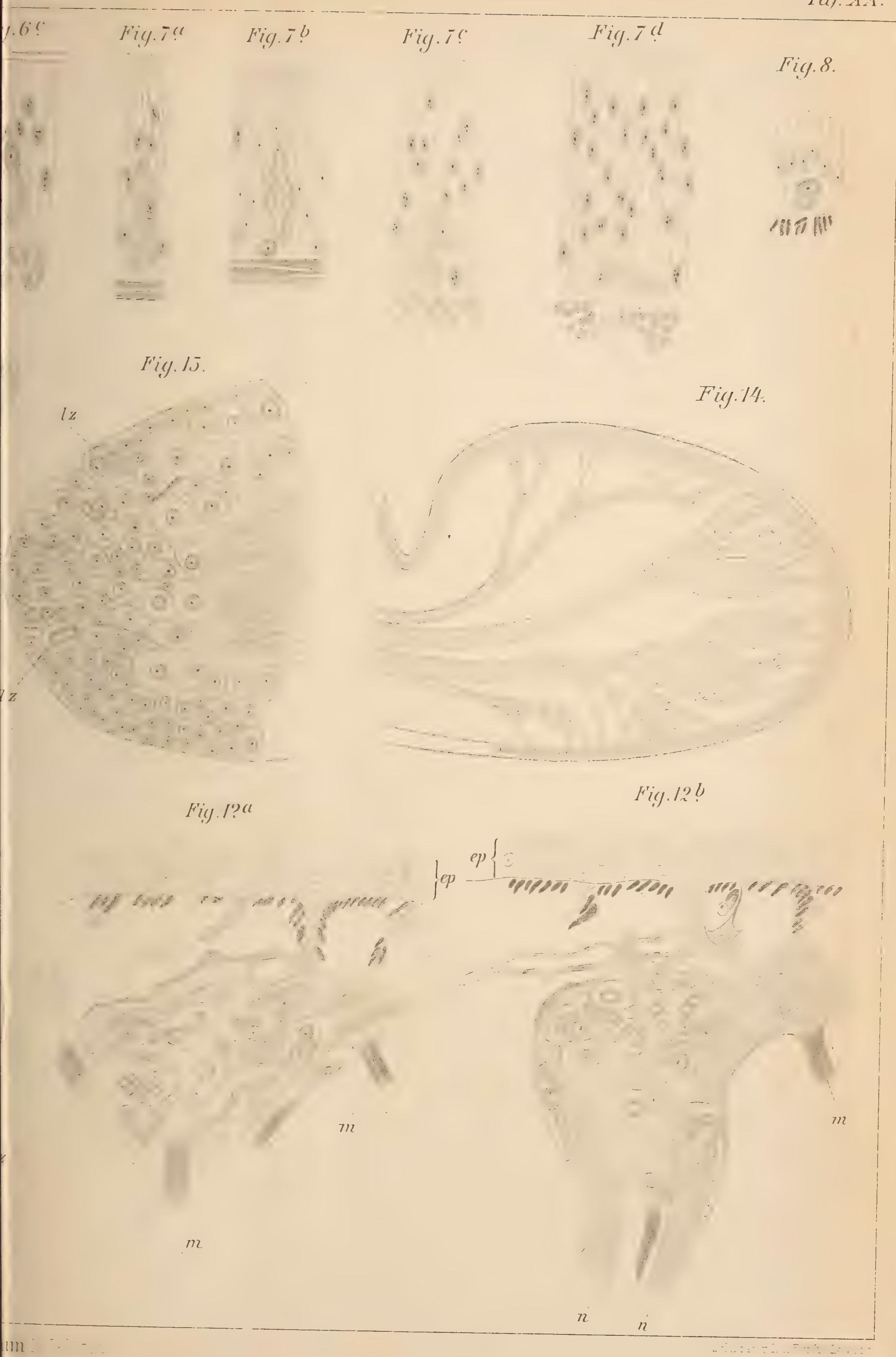


Fig. 6c
Fig. 7a
Fig. 7b
Fig. 7c
Fig. 7d
Fig. 8.
Fig. 13.
lz
lz
Fig. 14.
Fig. 12a
Fig. 12b
ep
ep
m
m
m
n
n

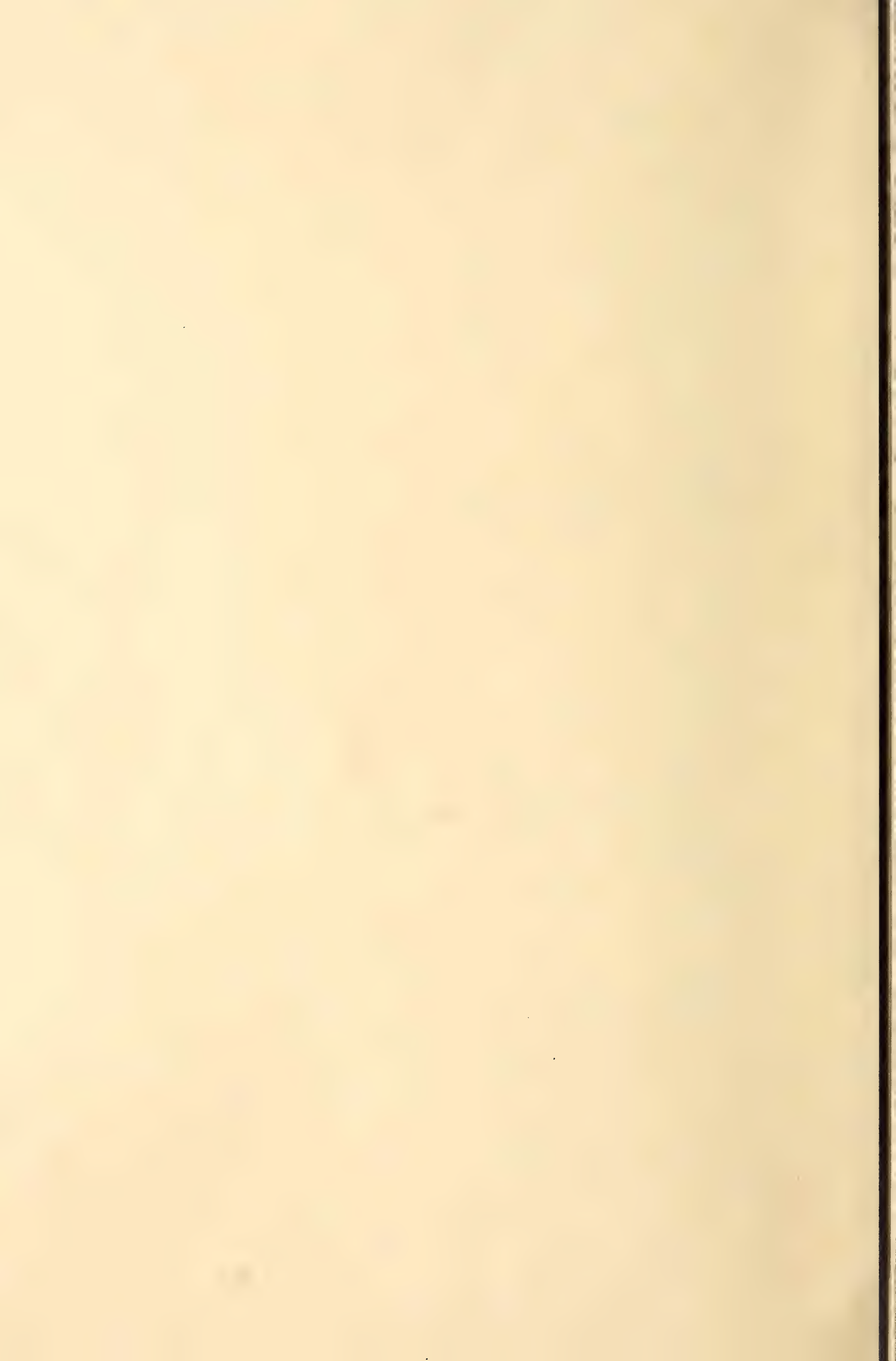


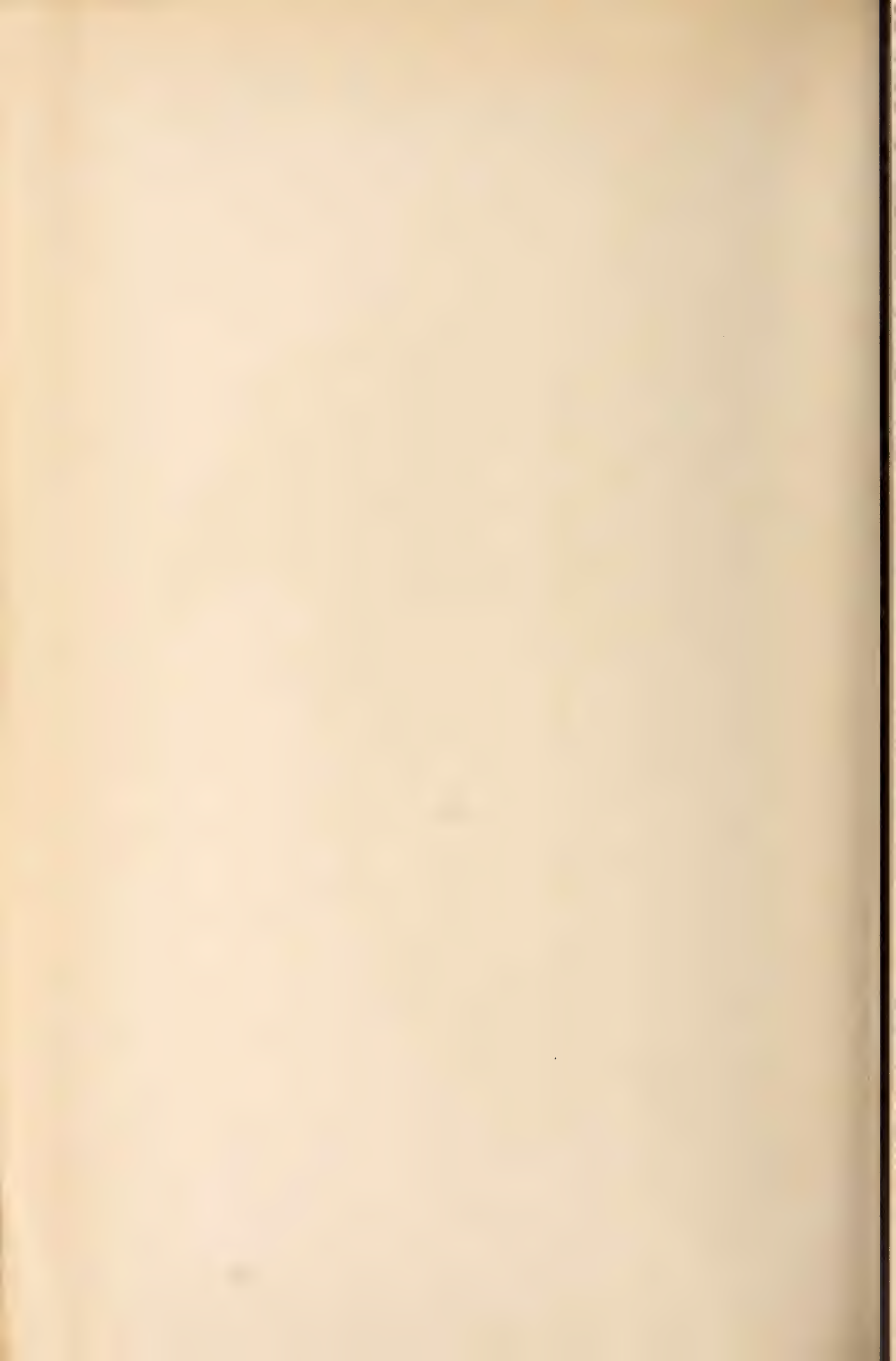
Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3. Fig. 6a. Fig. 6b. Fig. 6c. Fig. 7a. Fig. 7b. Fig. 7c. Fig. 7d. Fig. 8.

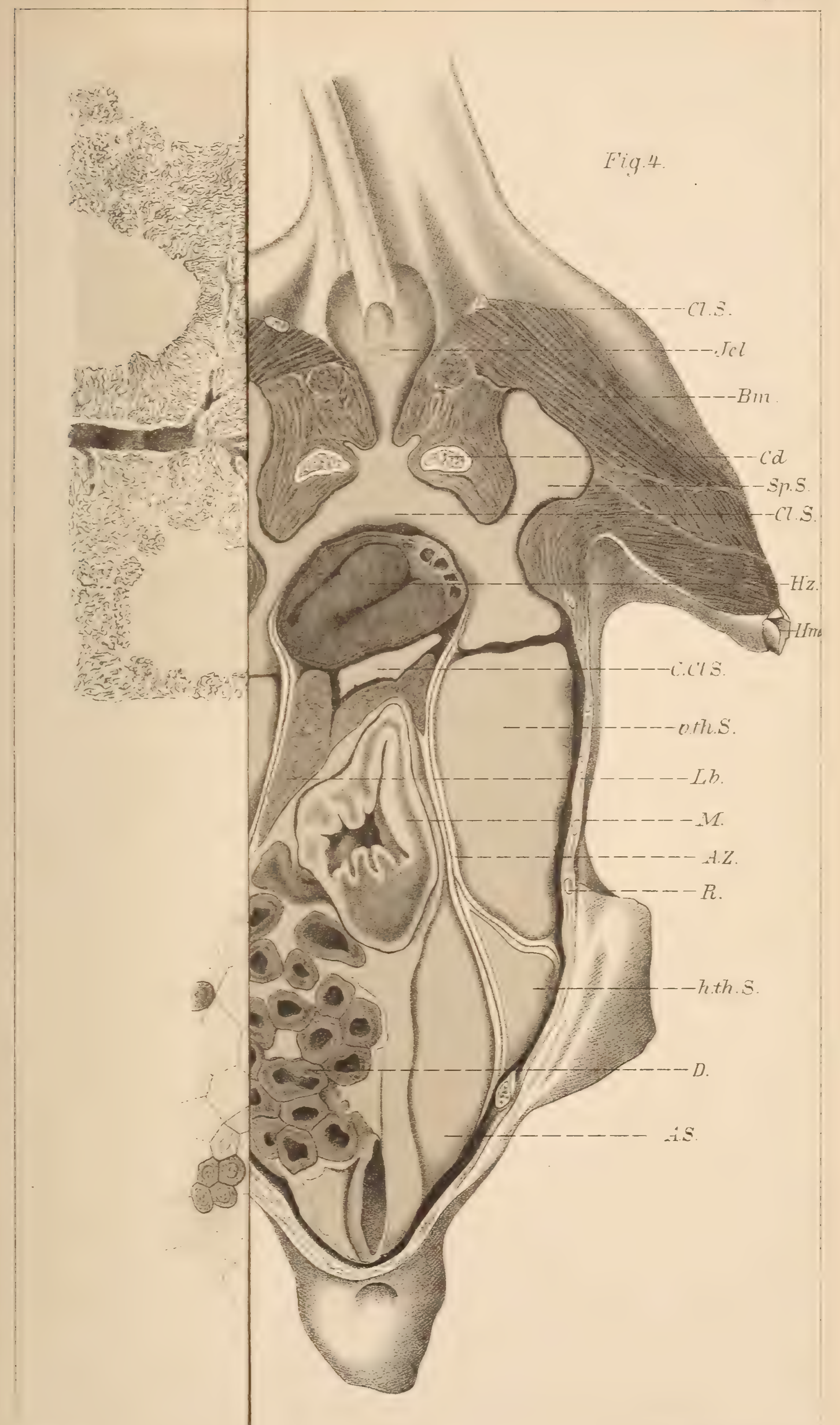
Fig. 4. Fig. 5a. Fig. 5b. Fig. 9. Fig. 10. Fig. 15. Fig. 14.

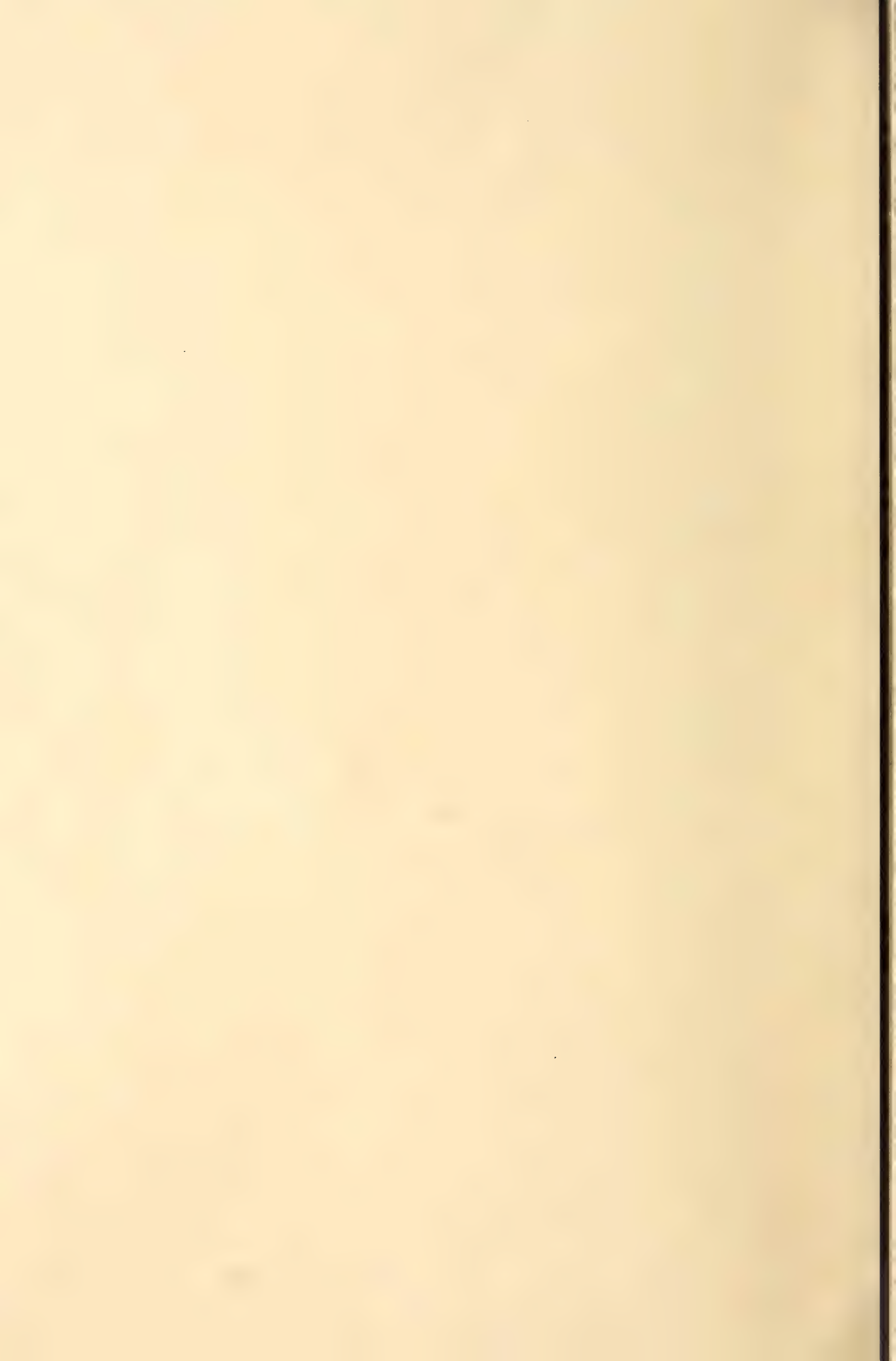
Fig. 11. Fig. 13. Fig. 12a. Fig. 12b.

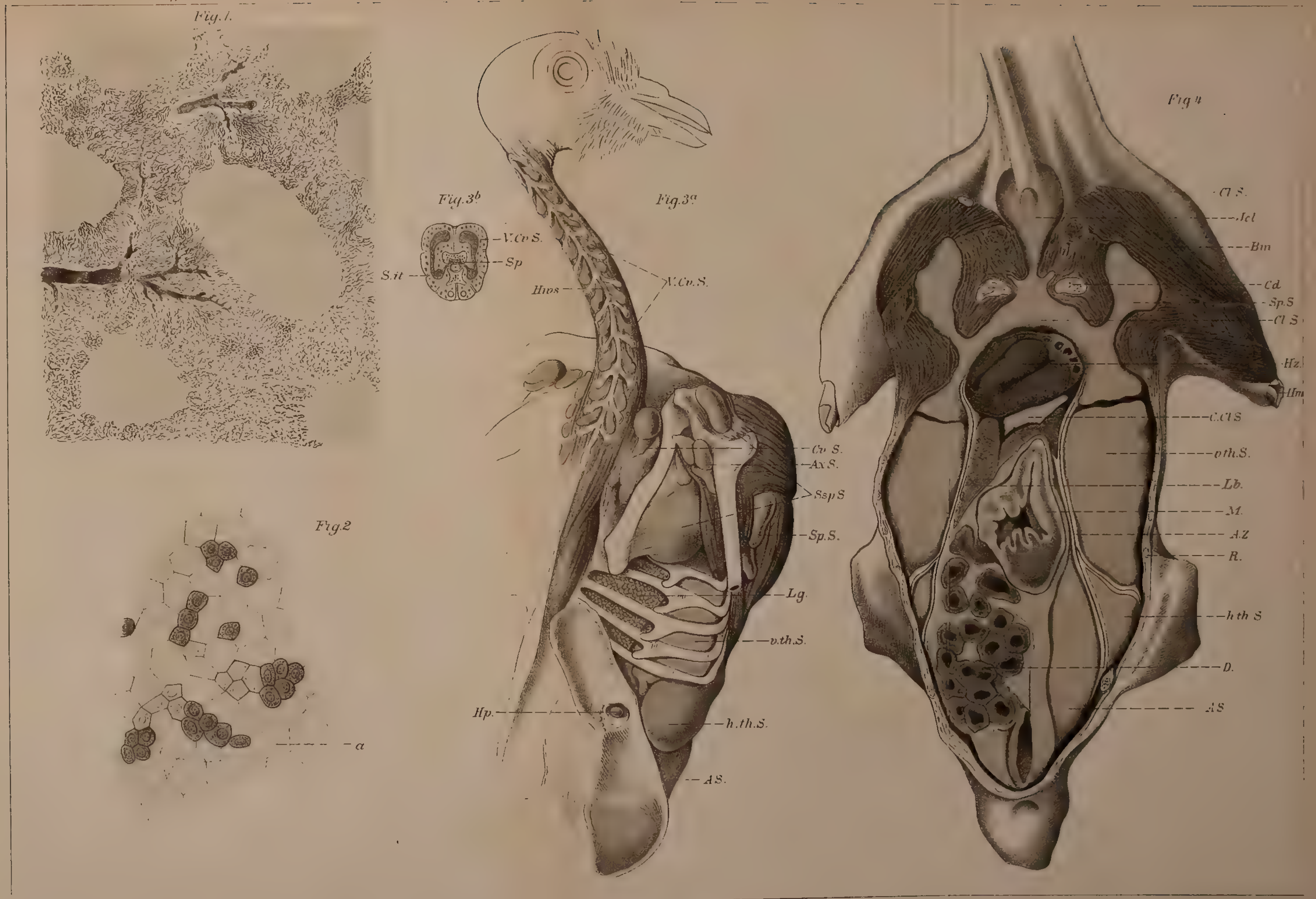
lz cp m n sk

Wilhelm Engelmann

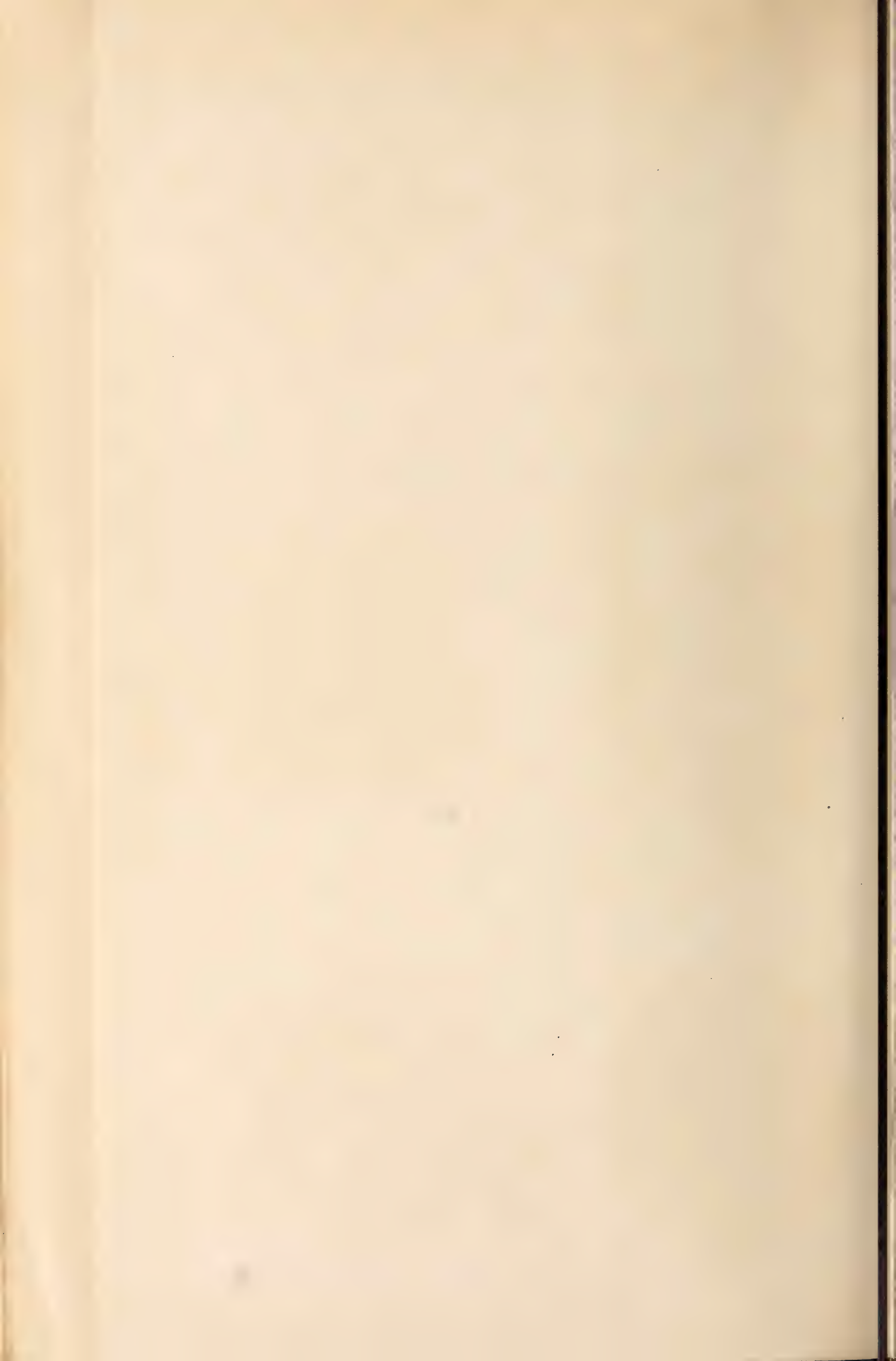


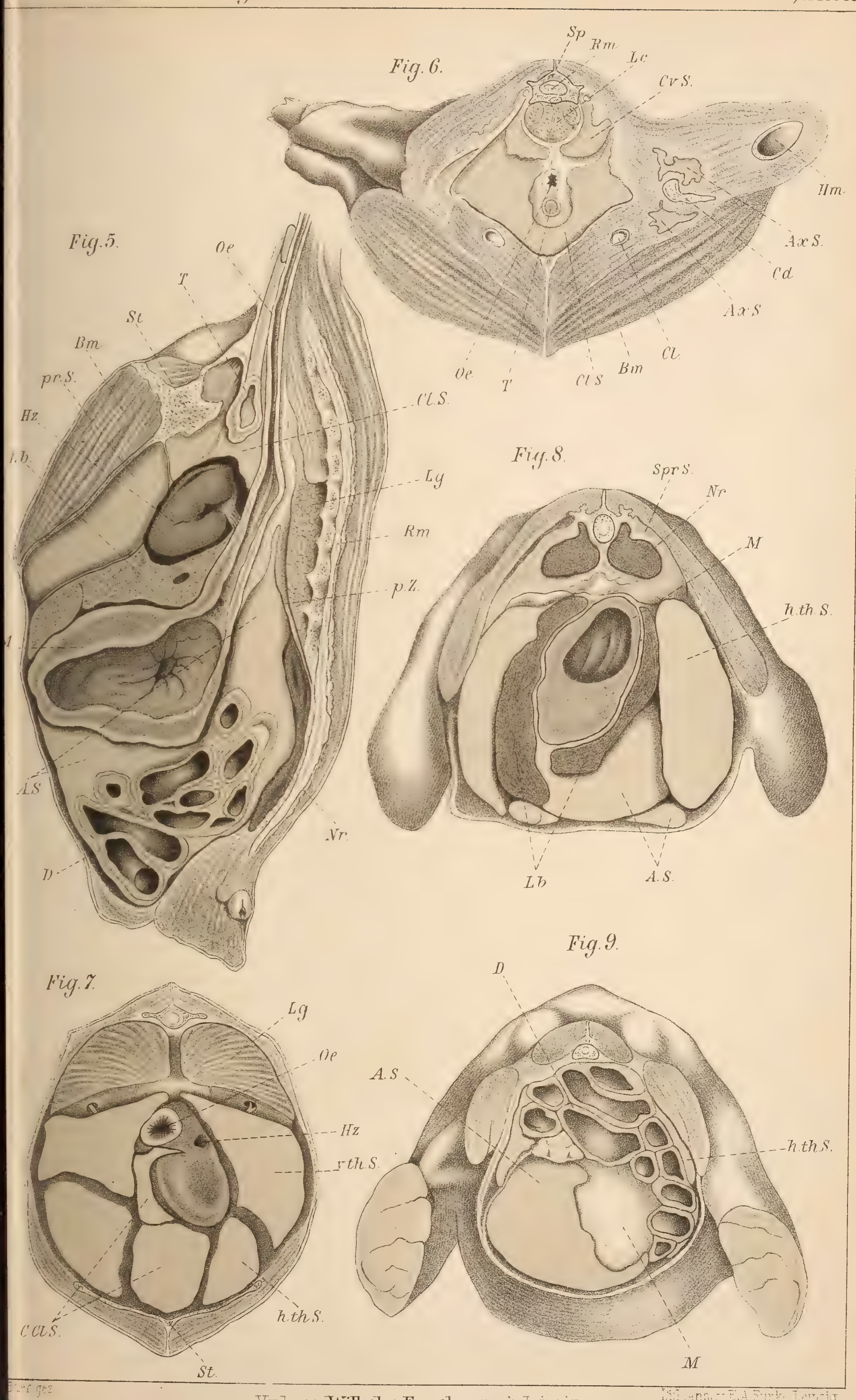

Fig. 4.
Cl.S.
Jcl
Bm.
Cd
Sp.S.
Cl.S.
Hz.
Hm
C.Cl.S.
v.th.S.
Lb.
M.
A.Z.
R.
h.th.S.
D.
A.S.

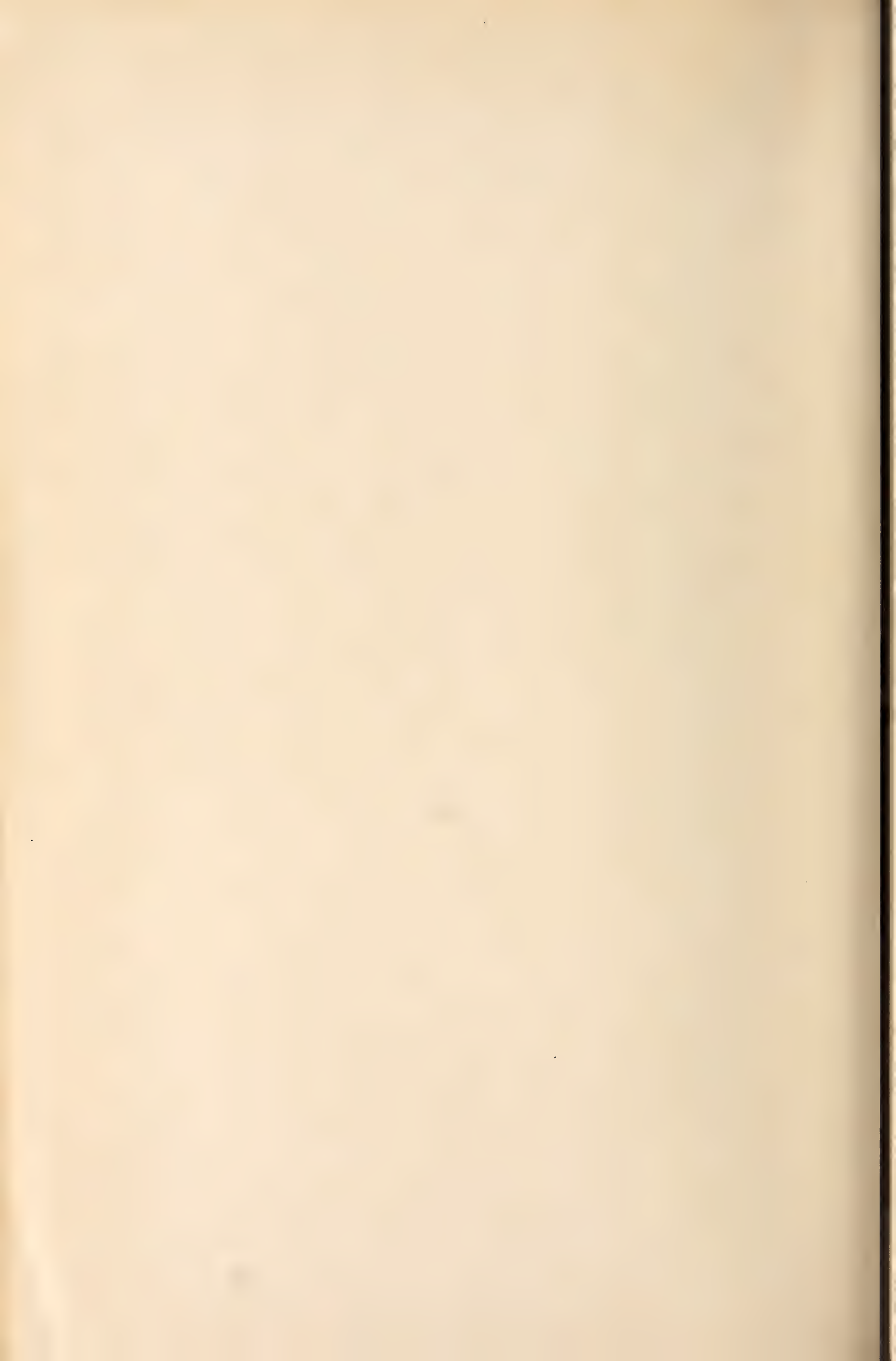




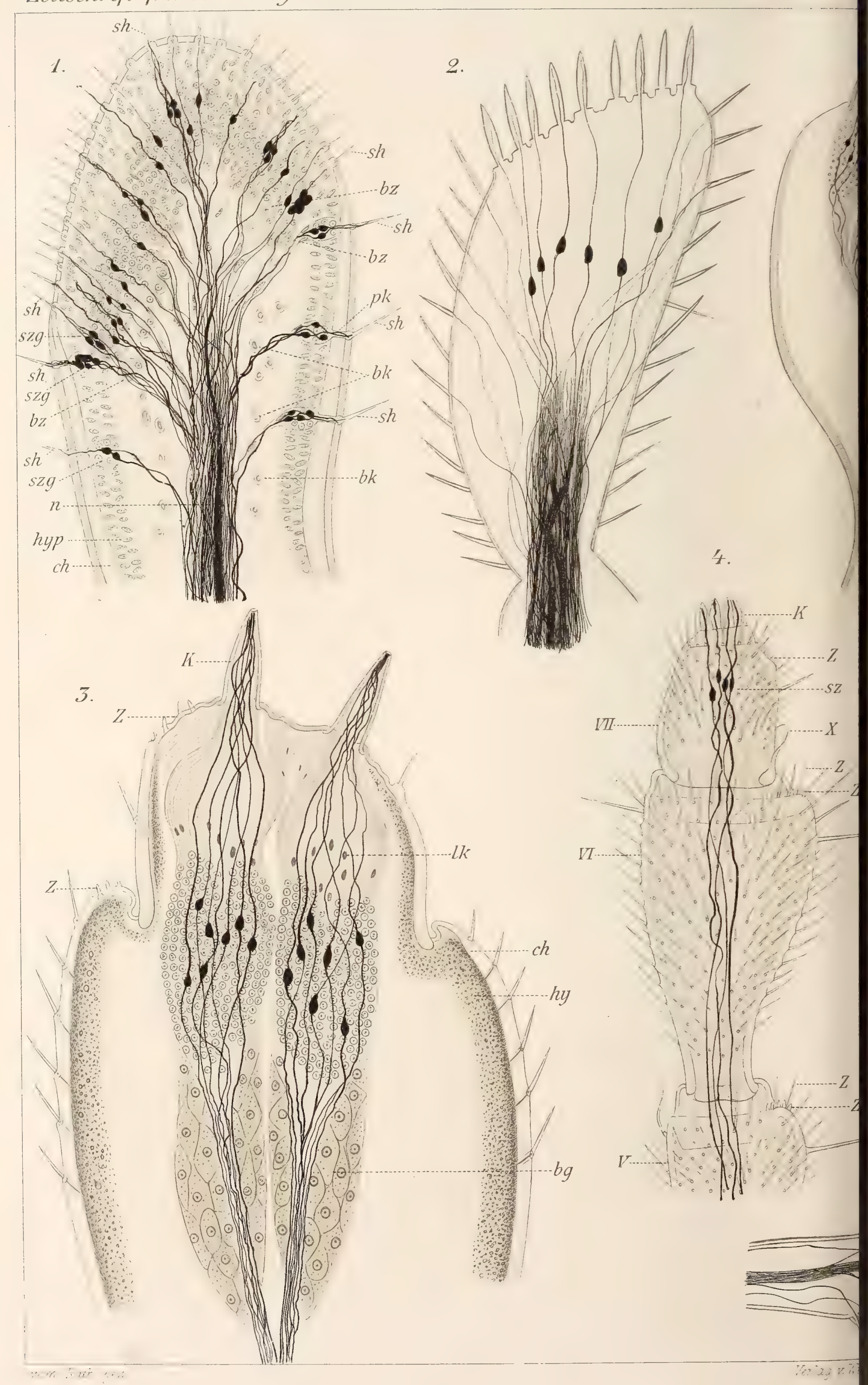
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.




Fig. 6.
Sp
Rm
Lc
Cv S.
Hm
Ax S.
Cd
Ax S
Cl
Bm
Cl S
T
Oe
Fig. 5.
Oe
T
St
Bm
pr. S.
Hz
Lb
Cl. S.
Lg
Rm
p. Z.
A. S
Nr
D
Fig. 8.
Spr S.
Nr
M
h. th. S.
Lb
A. S.
Fig. 9.
D
A. S
h. th. S.
M
Fig. 7.
Lg
Oe
Hz
v th. S.
h. th. S.
C Cl S.
St.

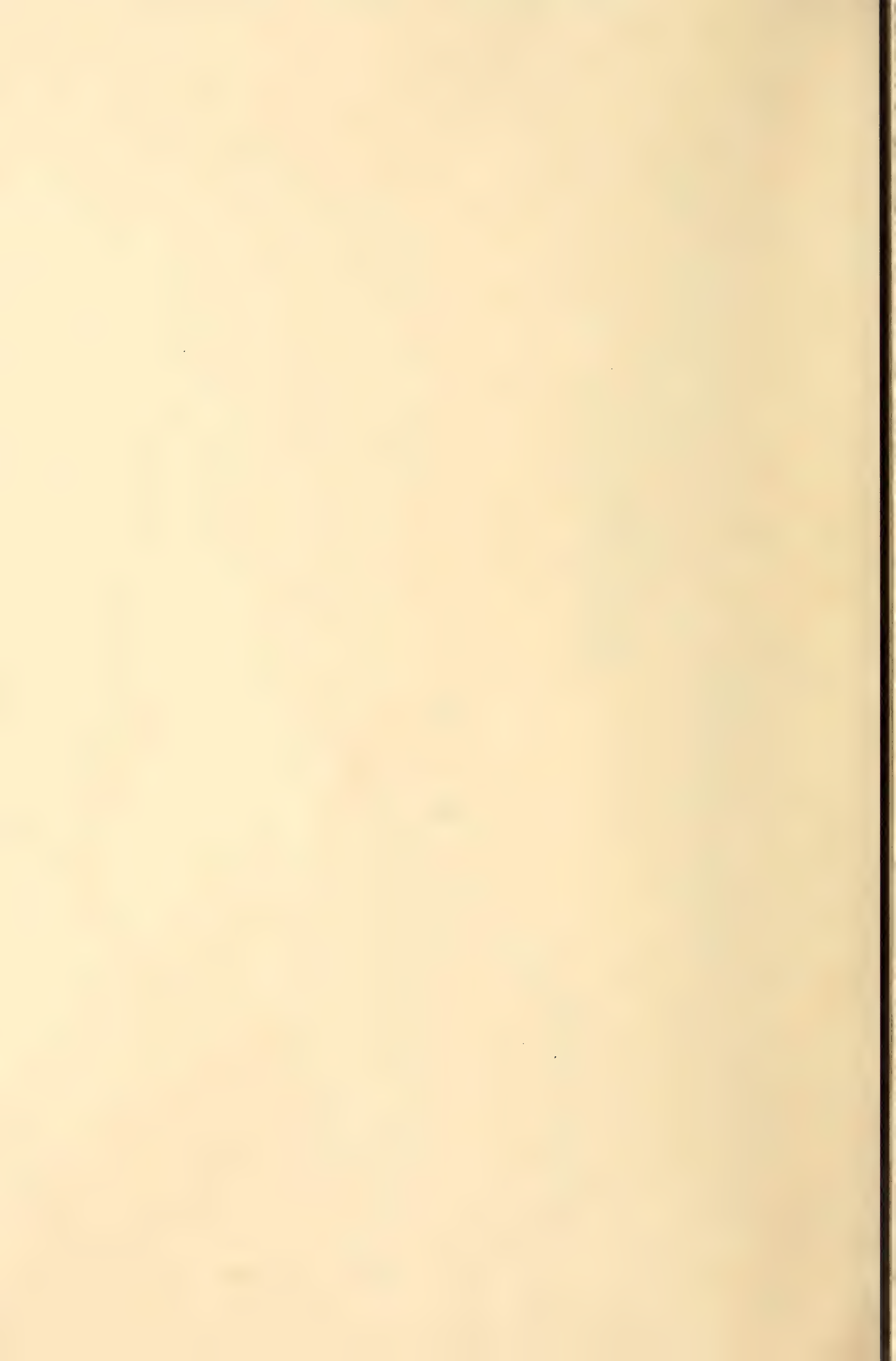


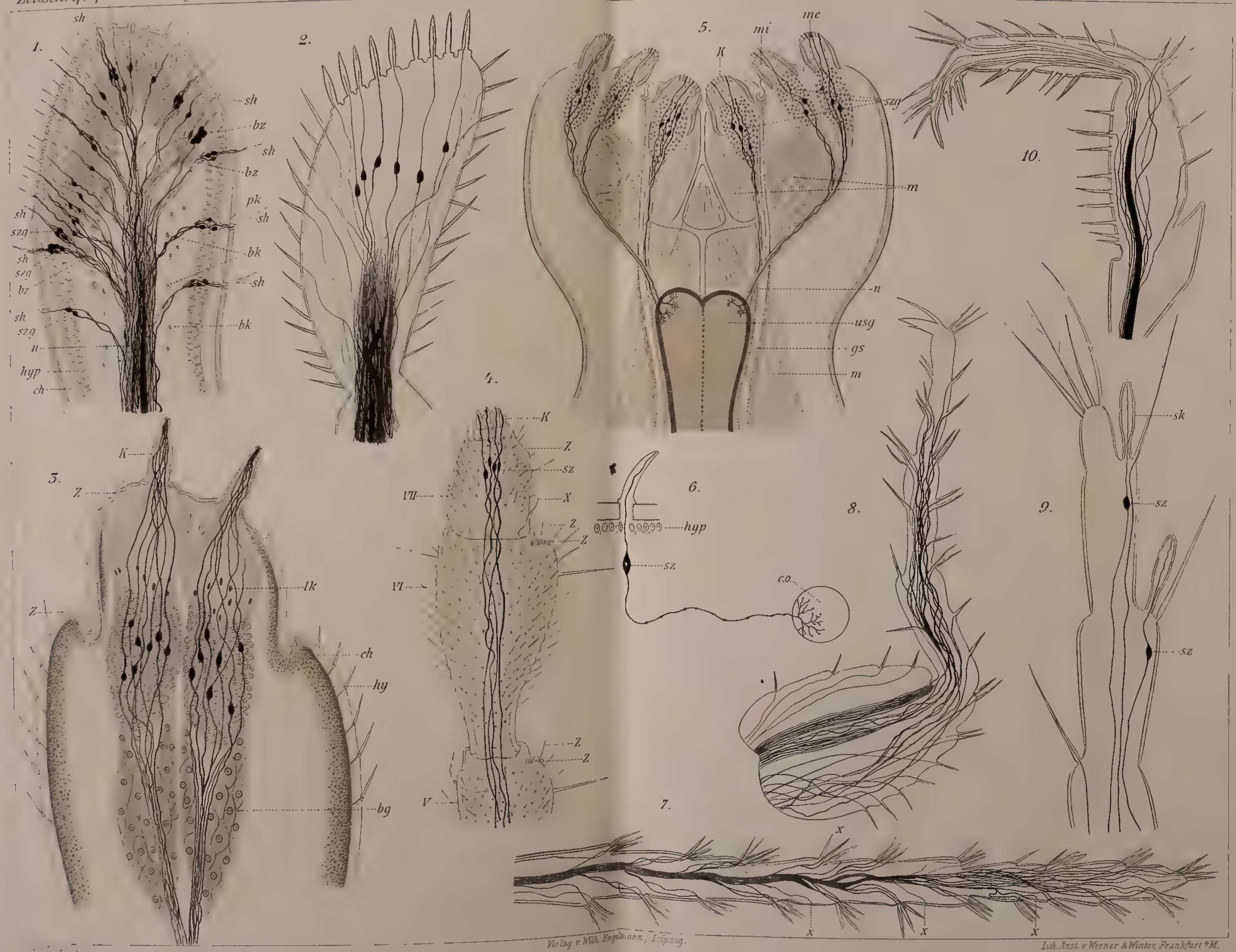



1.
sh
sh
bz
sh
bz
pk
sh
sh
szg
sh
szg
bz
bk
sh
sh
szg
bk
n
hyp
ch
2.
4.
K
Z
sz
VII
X
Z
VI
Z
V
3.
K
Z
lk
Z
ch
hy
bg



Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.



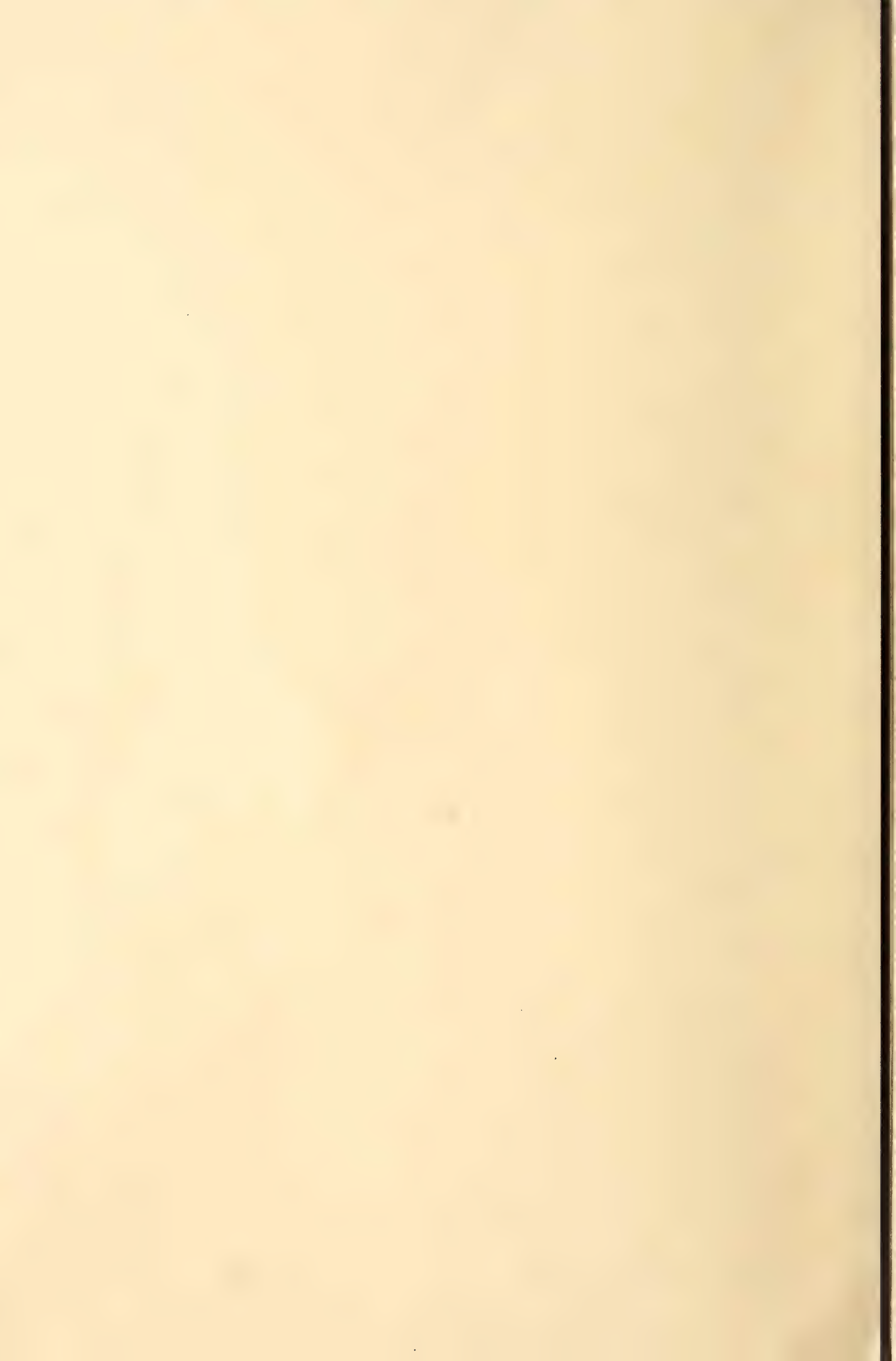


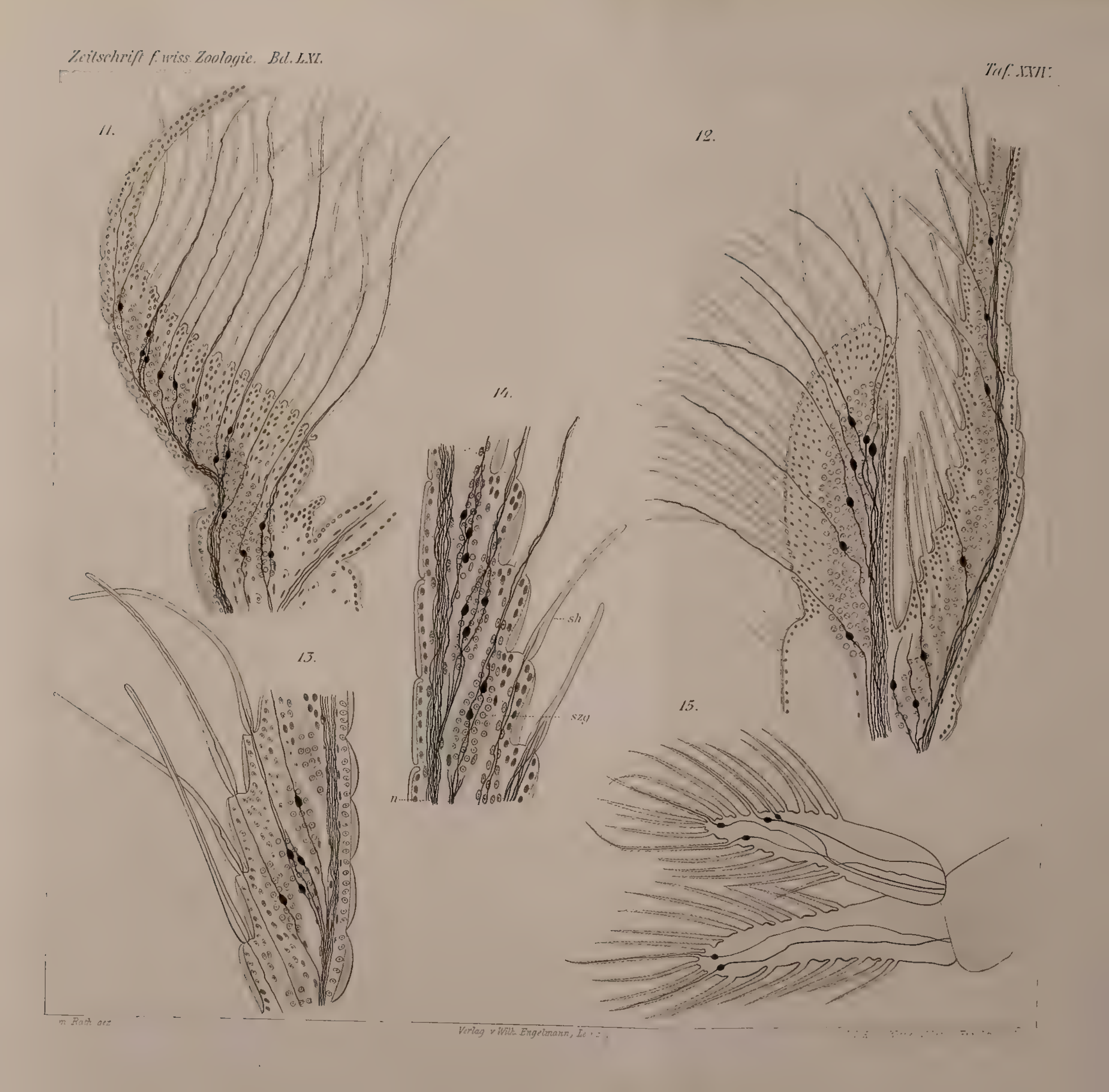
Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig.
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.



11.

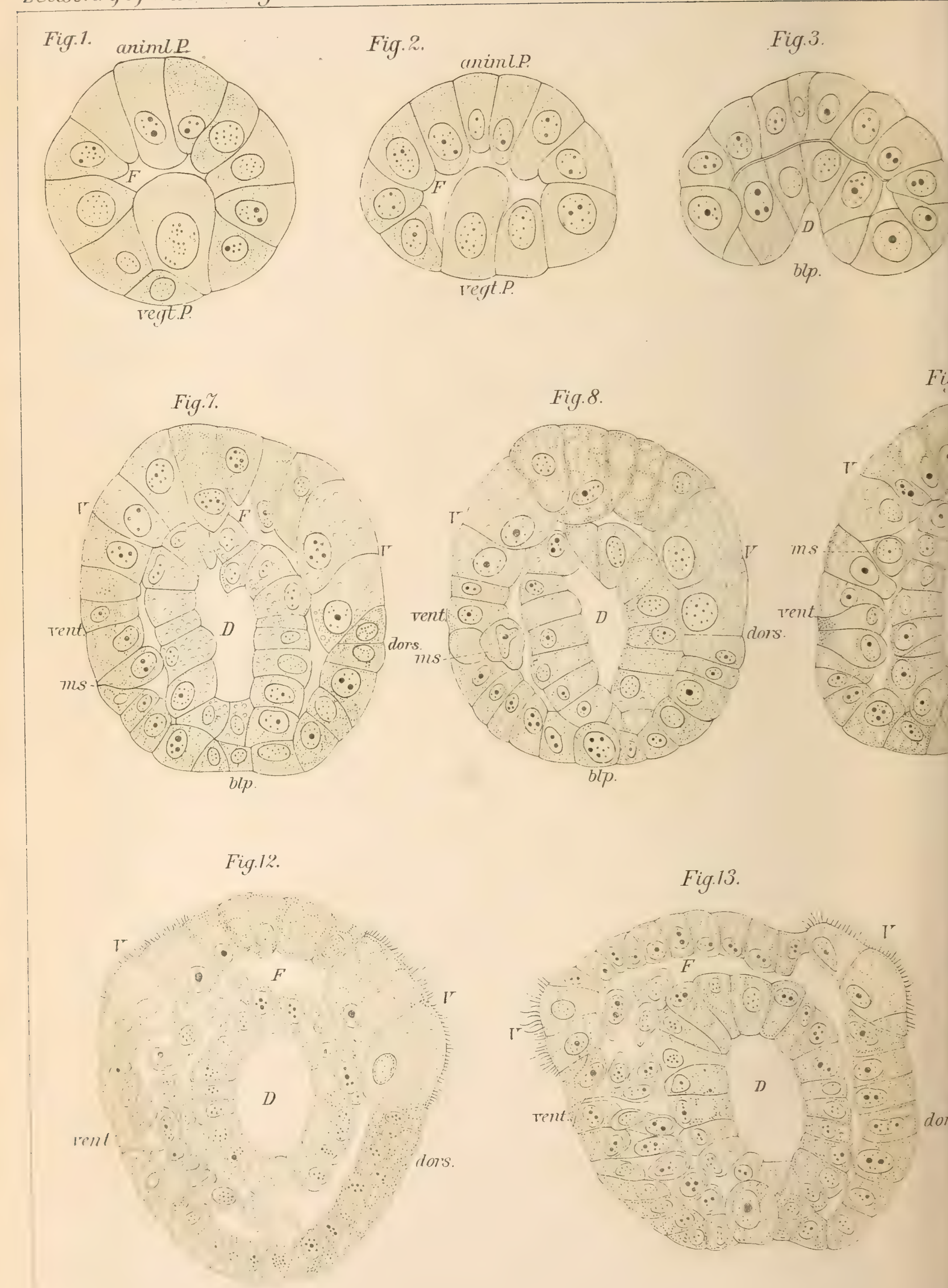
... Bach gez.



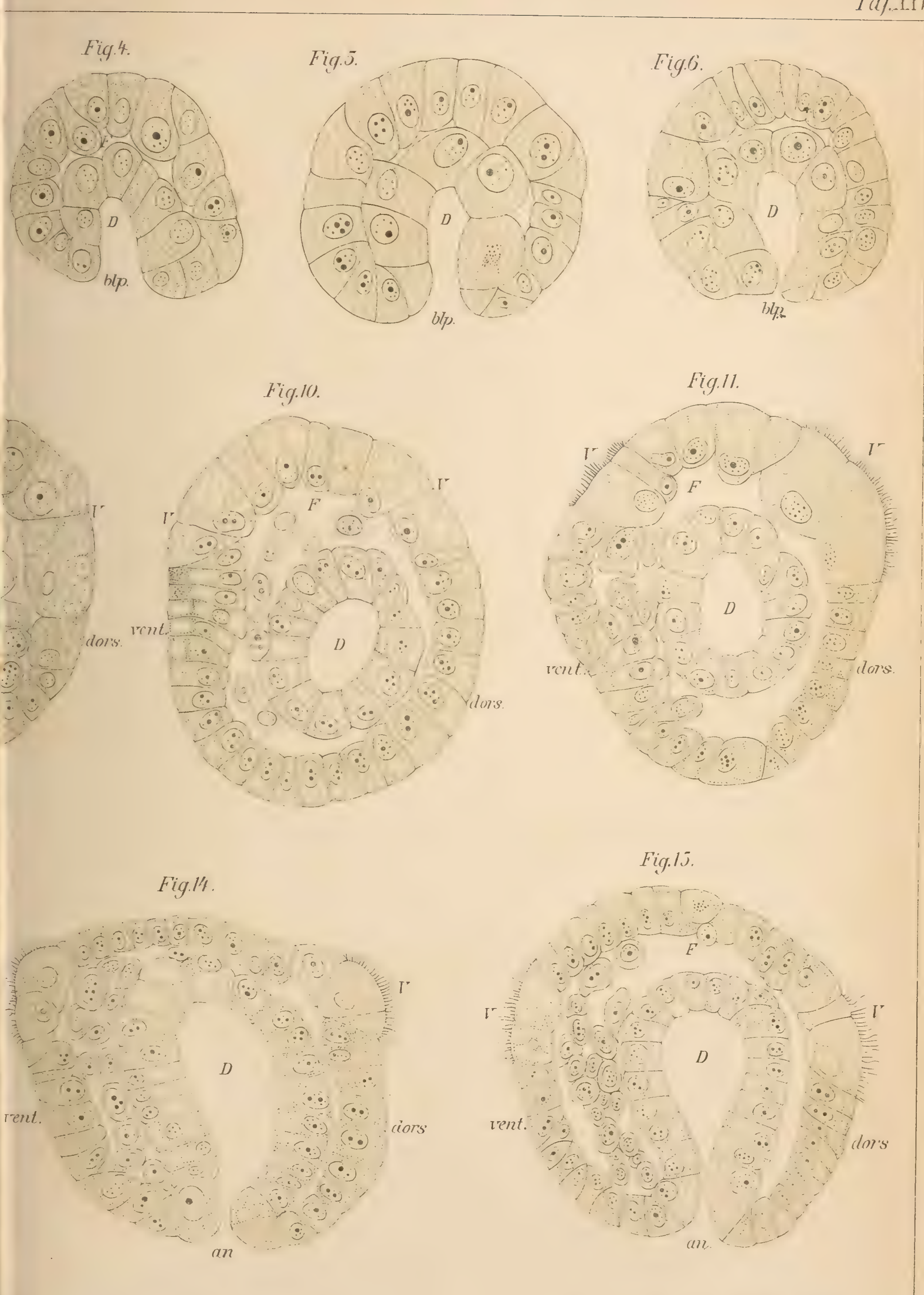

11.
12.
13.
14.
15.
sh
szg
n



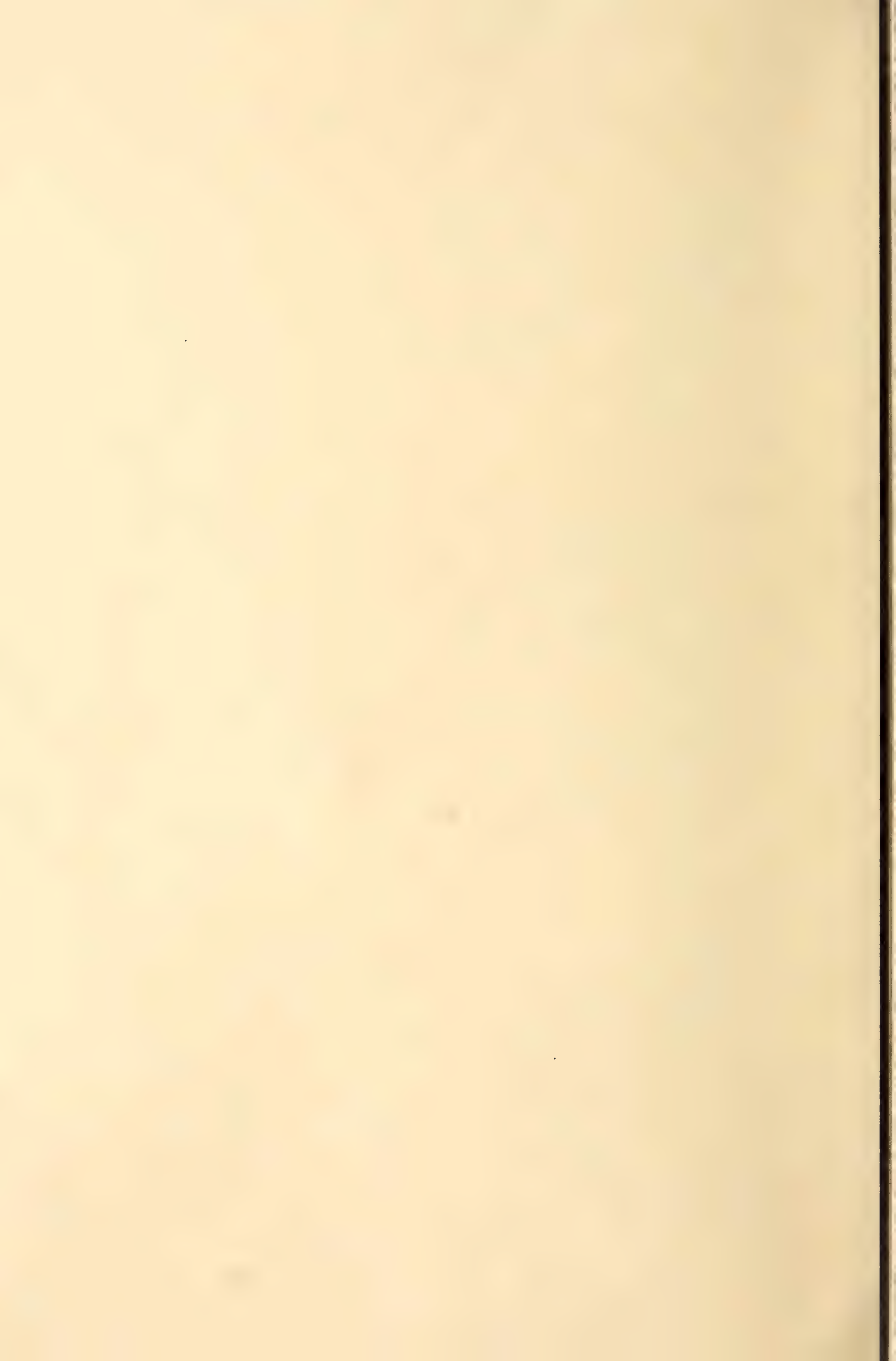


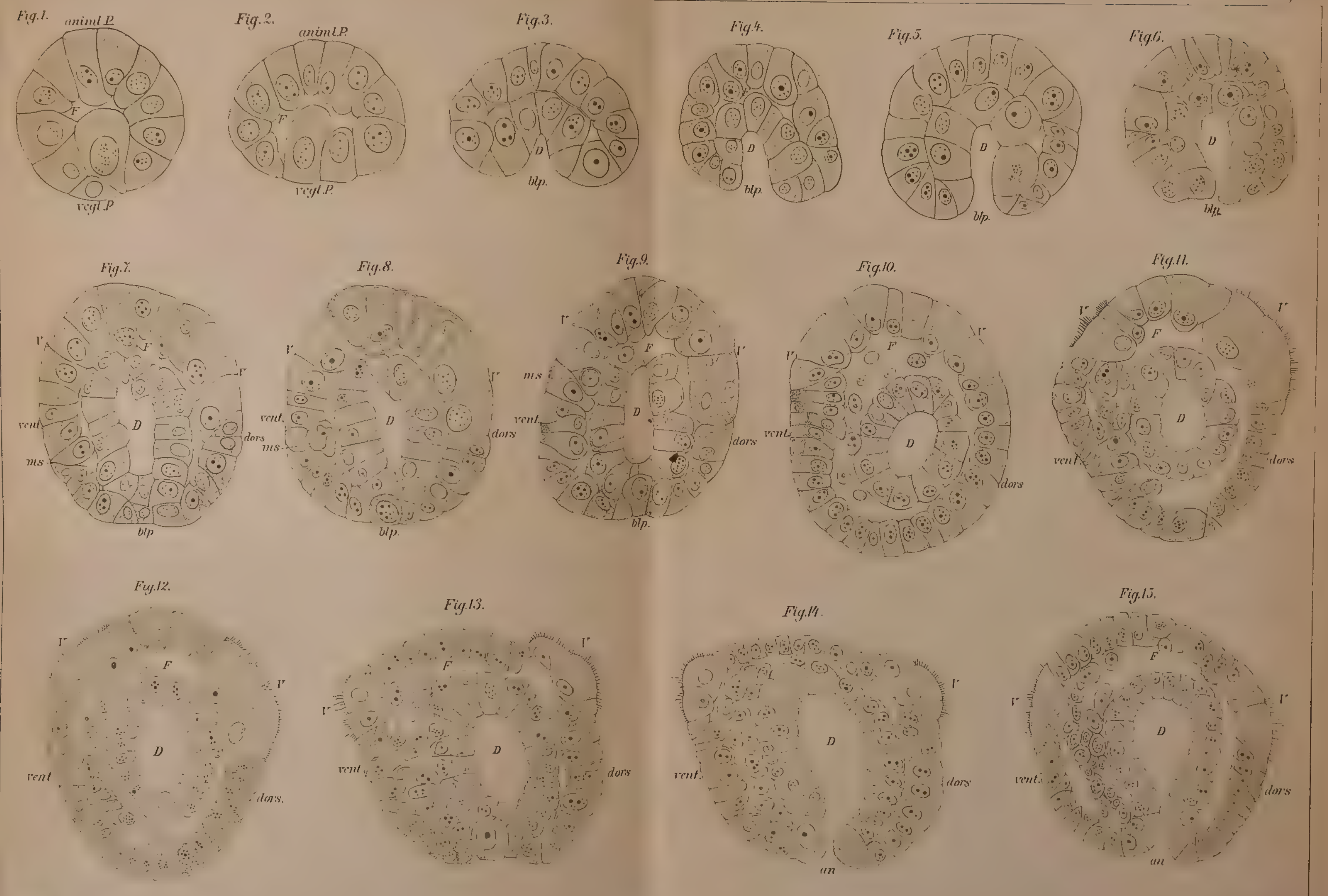


Verlag v. Wilhe



...mann in Leipzig.

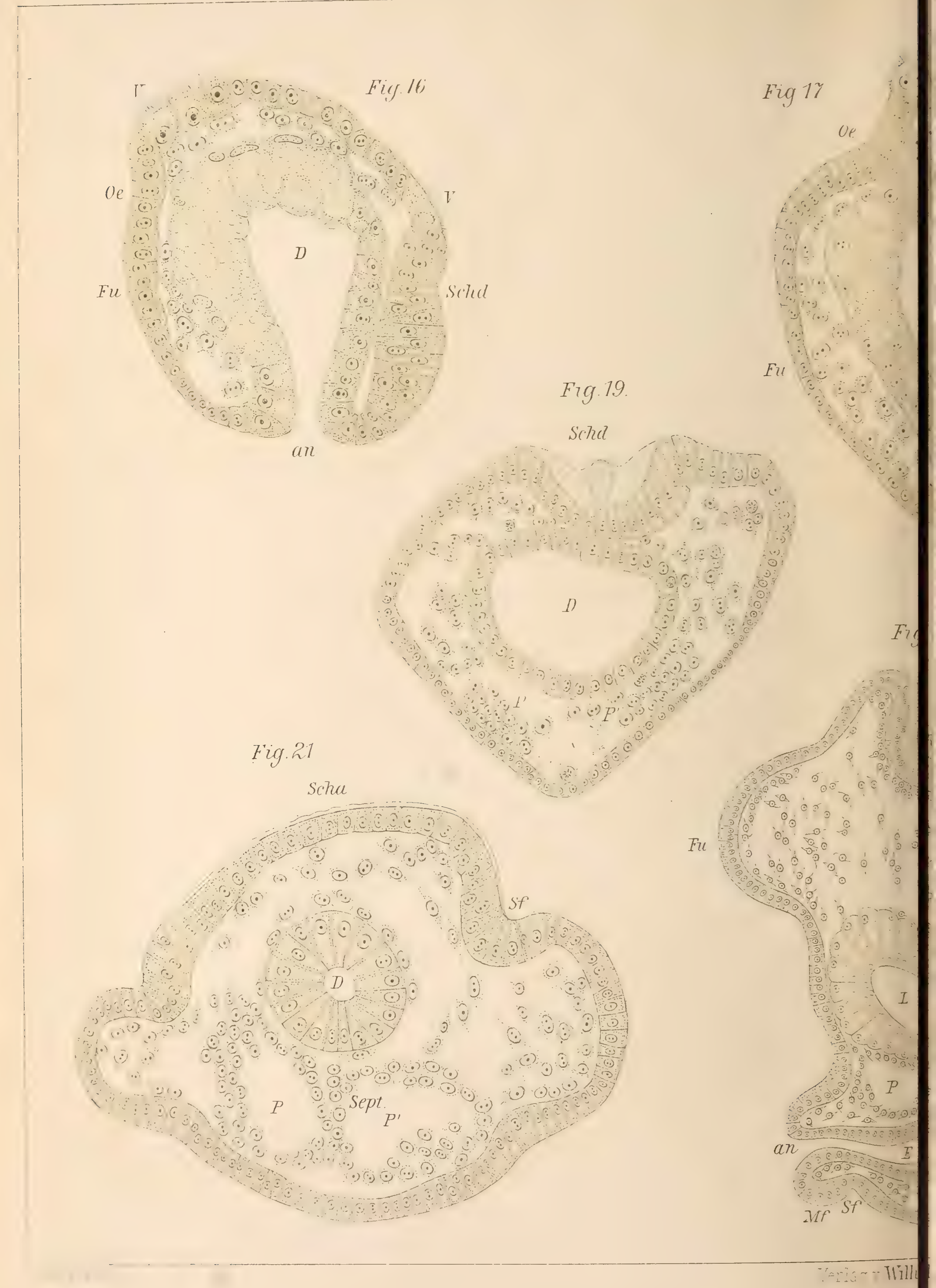


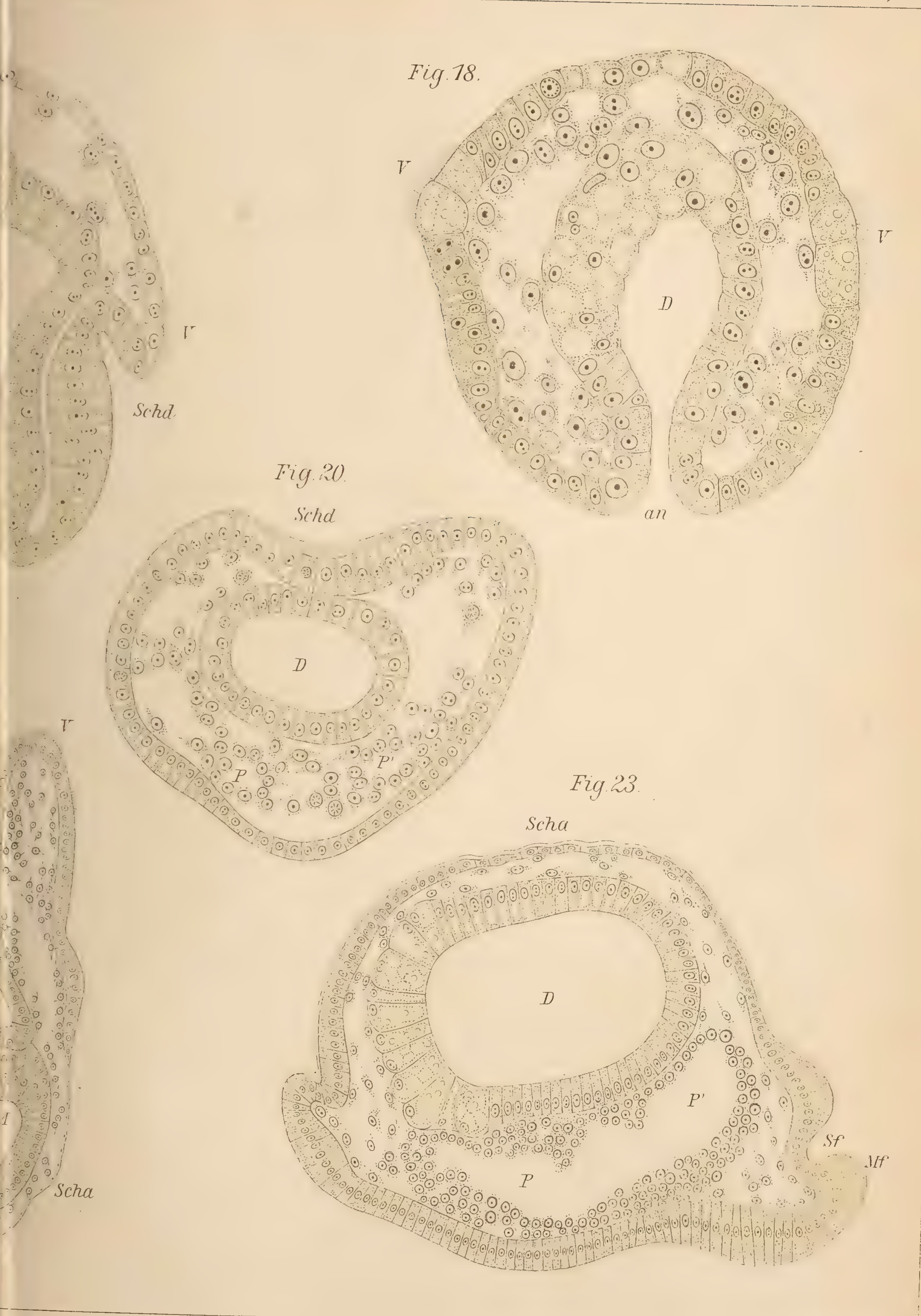


Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

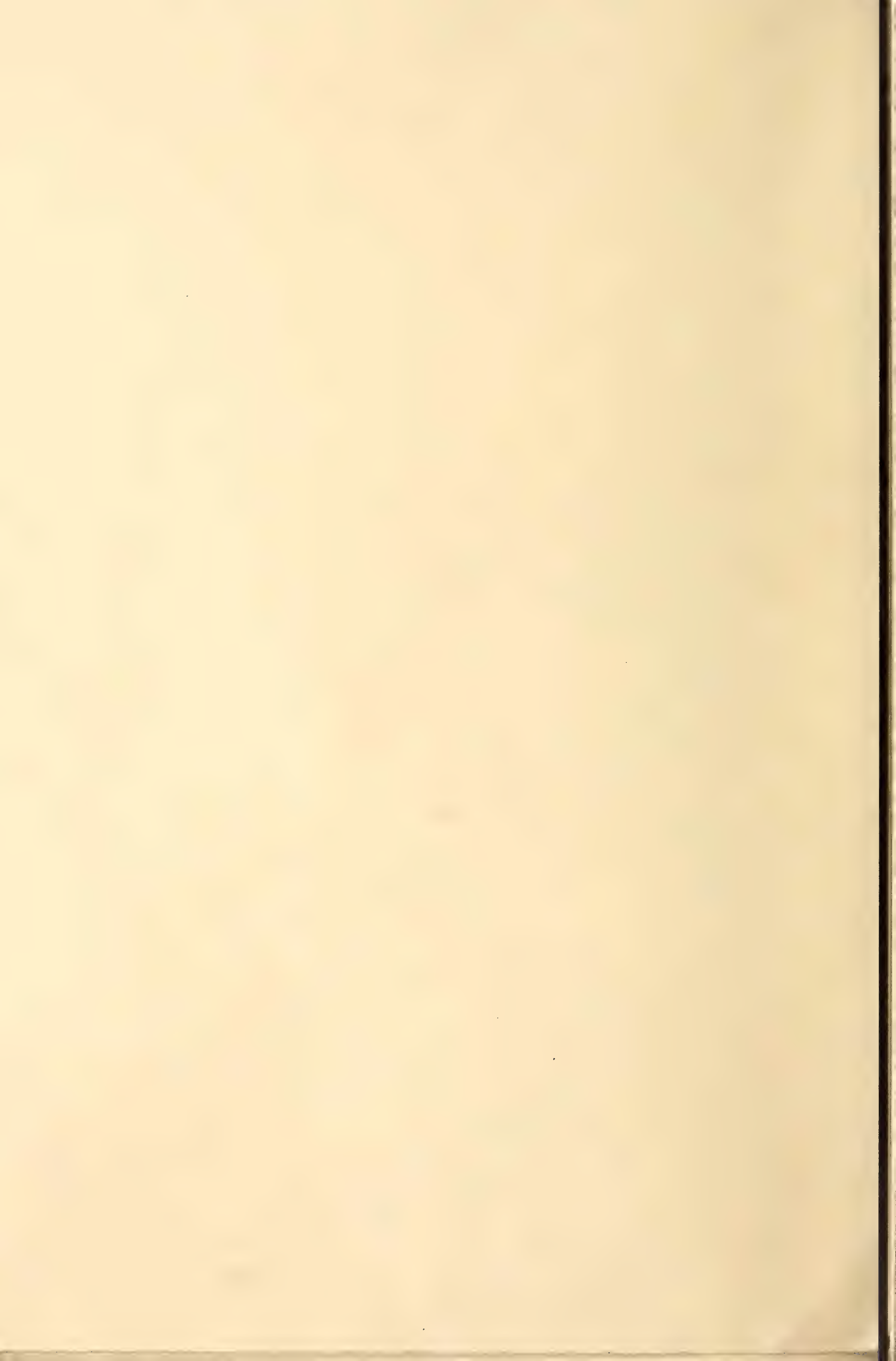


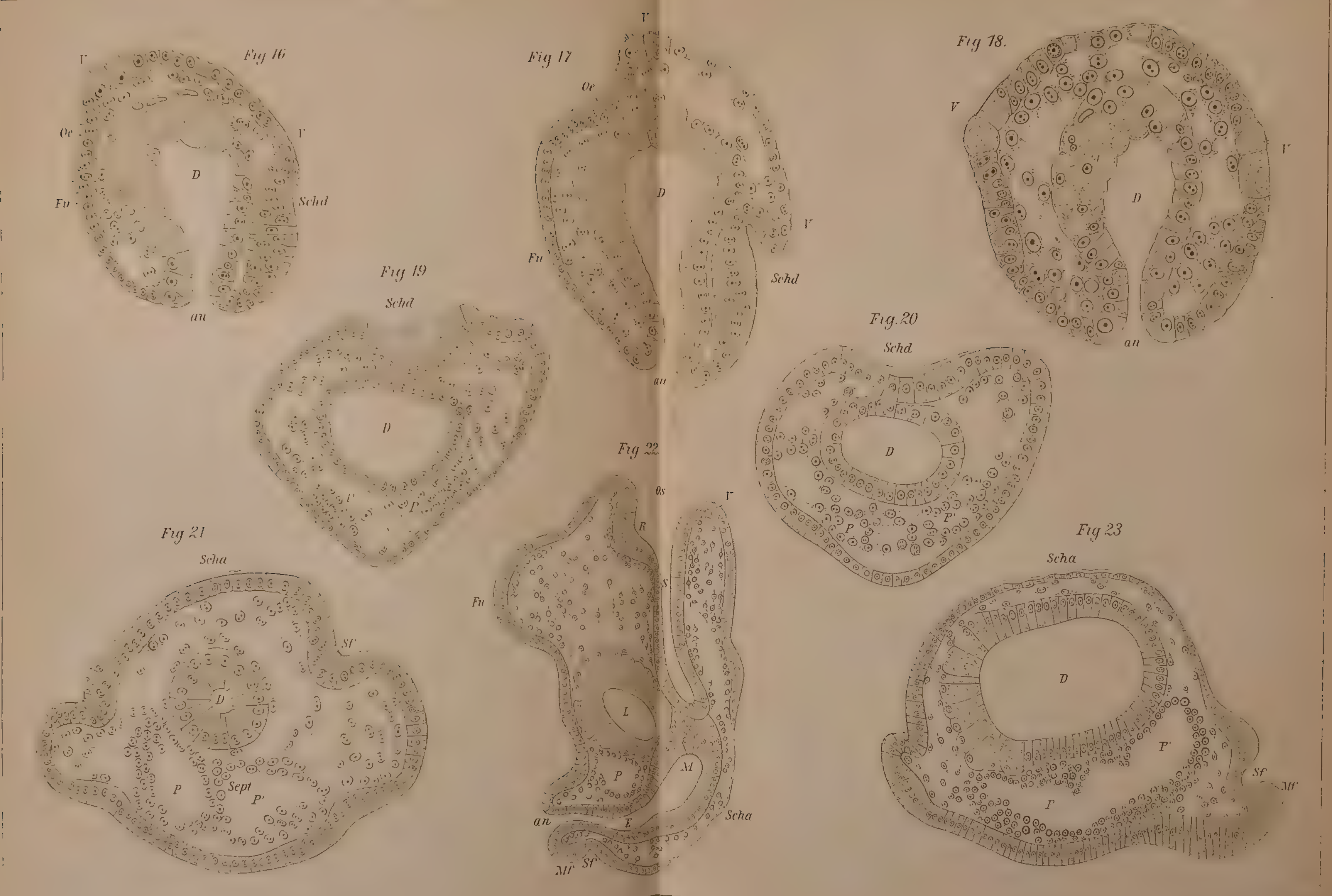



Fig. 16
V
Oe
V
D
Fu
Schd
an
Fig 17
Oe
Fu
Fig. 19.
Schd
D
P'
P'
Fig. 21
Scha
Sf
D
P
Sept.
P'
Fu
I
P
an
E
Mf
Sf



...mann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke ...

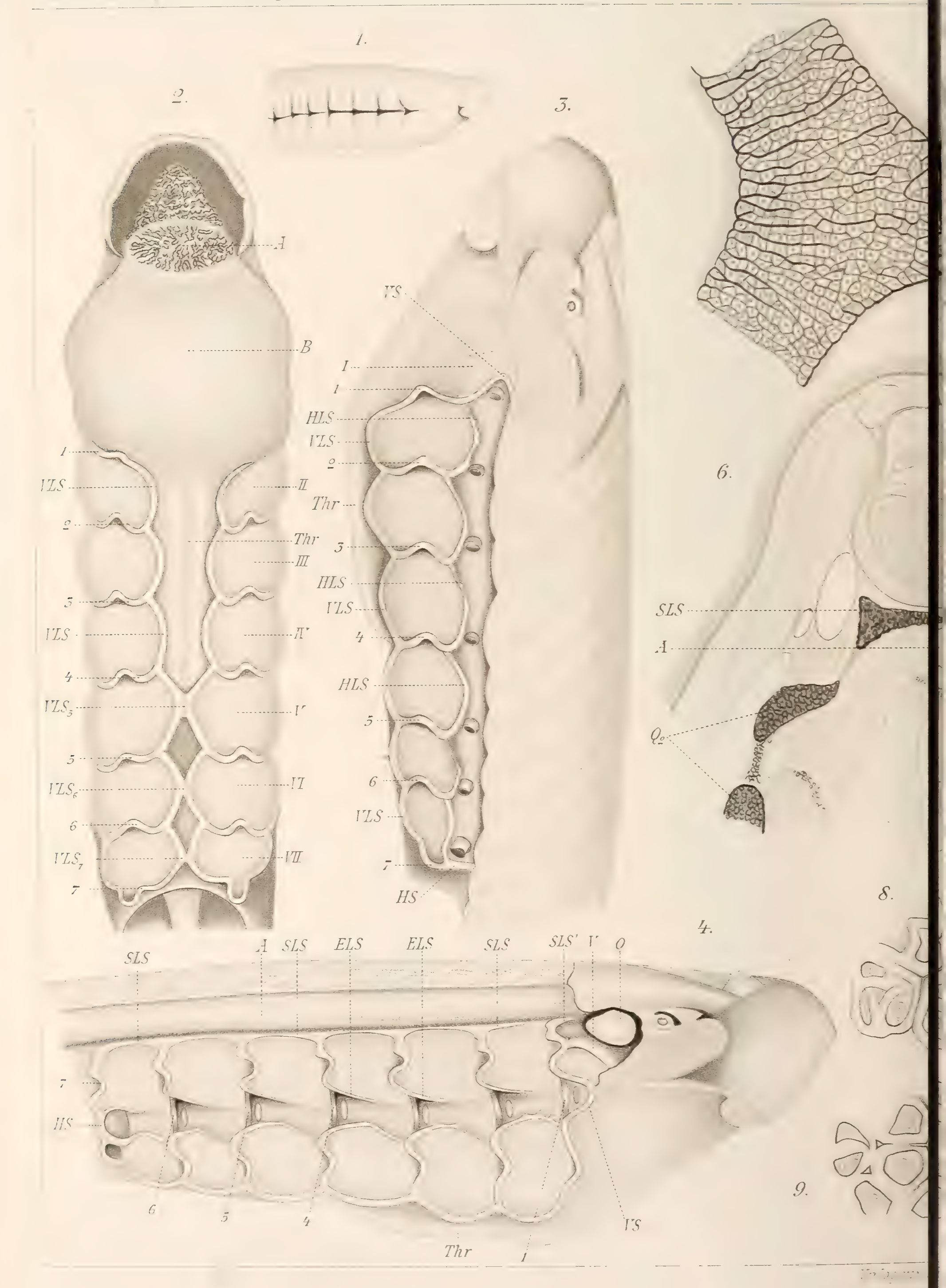


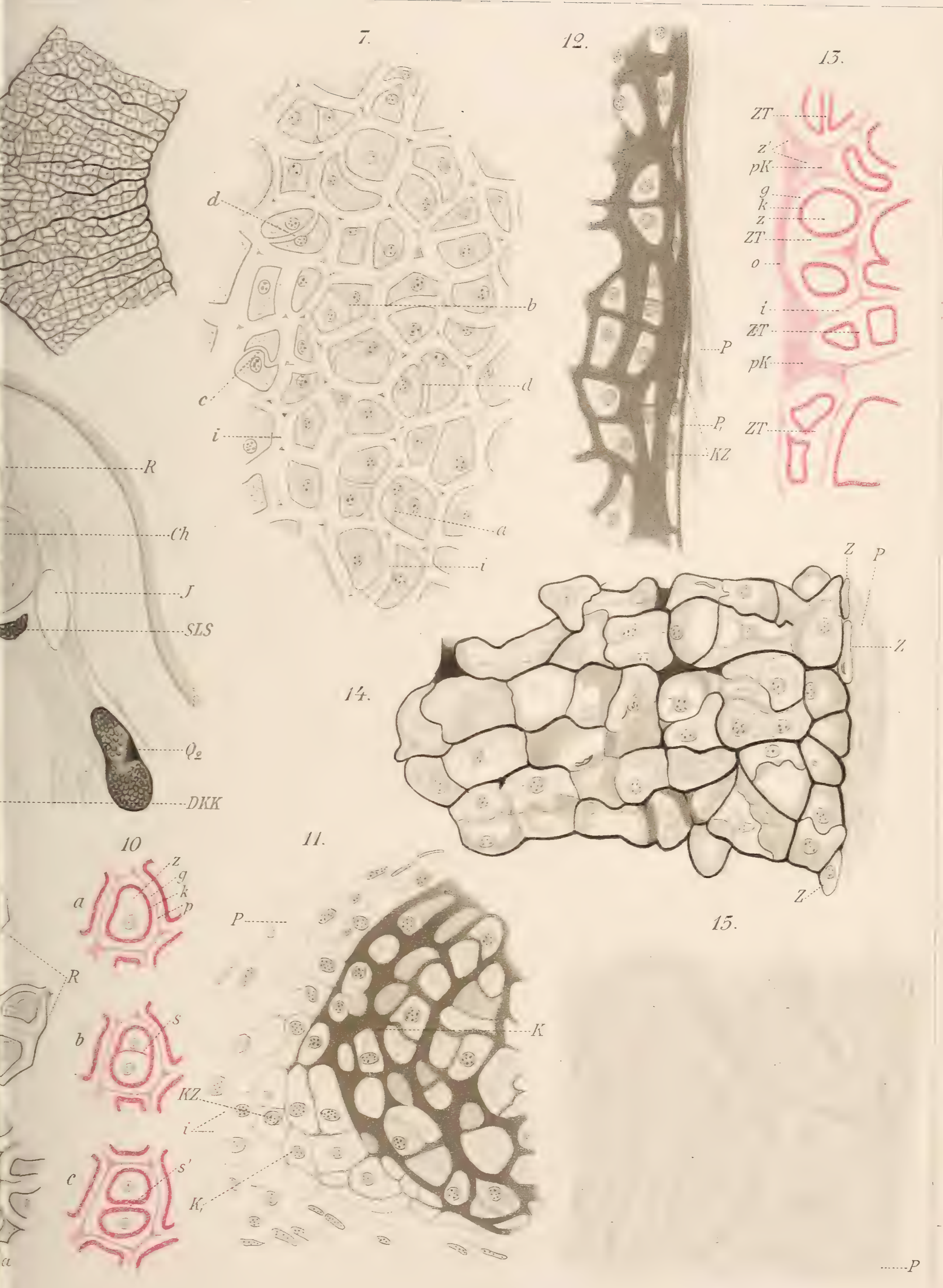


Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

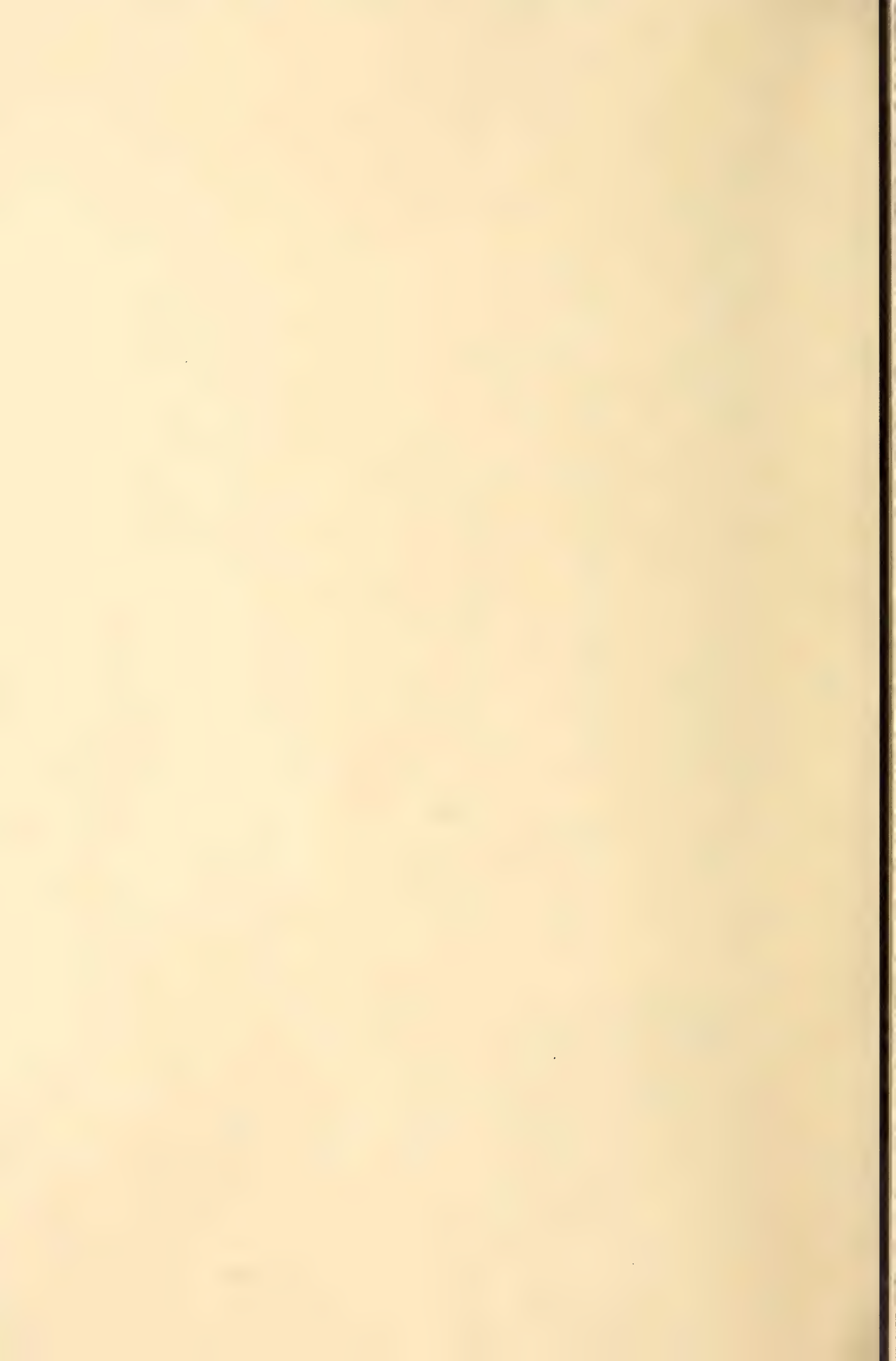


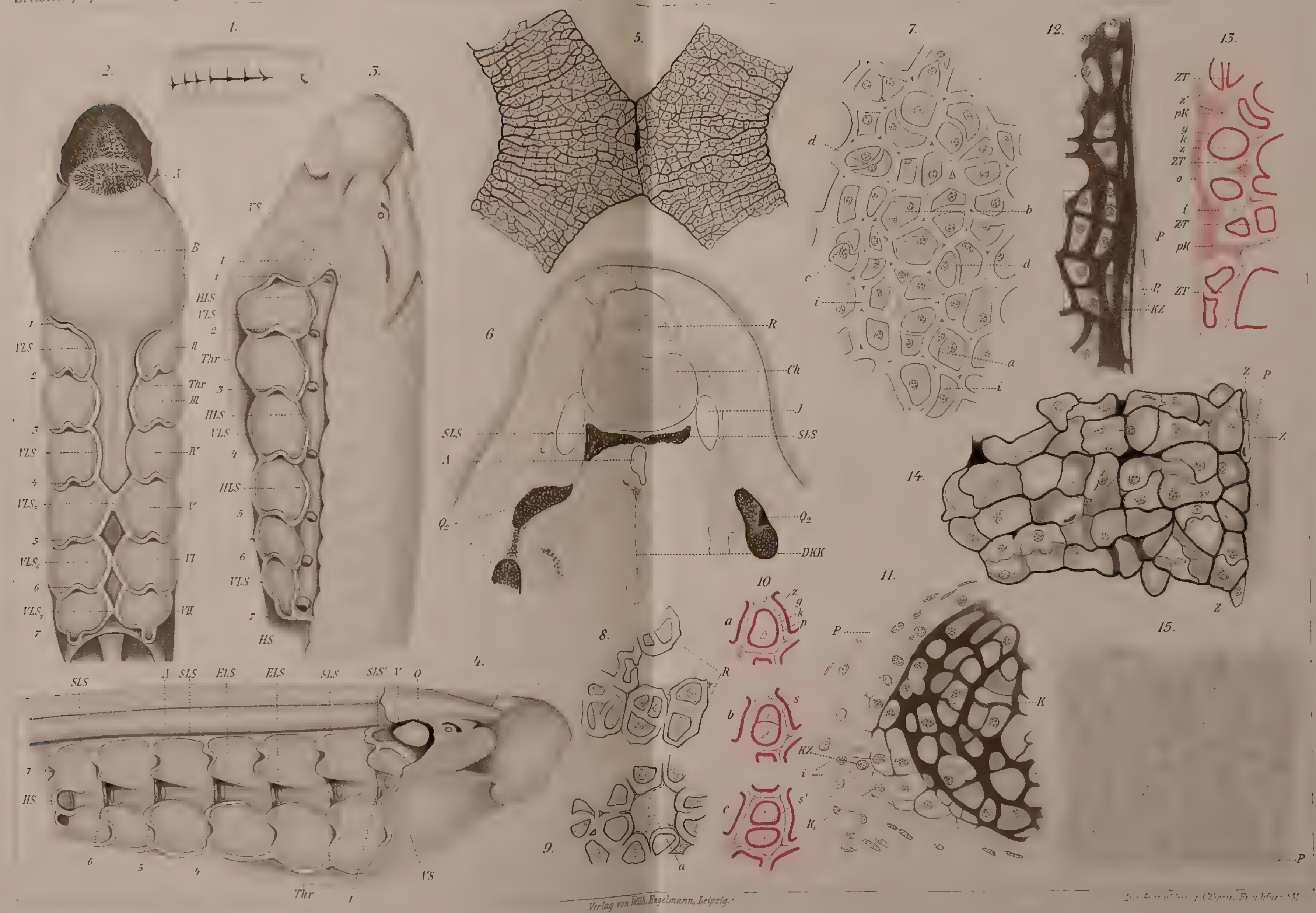



1.
2.
3.
A
B
VS
I
1
HLS
VLS
2
II
Thr
III
3
IV
4
VLS5
V
5
VLS6
VI
6
VLS7
VII
7
HS
6.
SLS
A
Q2
8.
4.
SLS
A
ELS
SLS'
V
O
9.
Thr

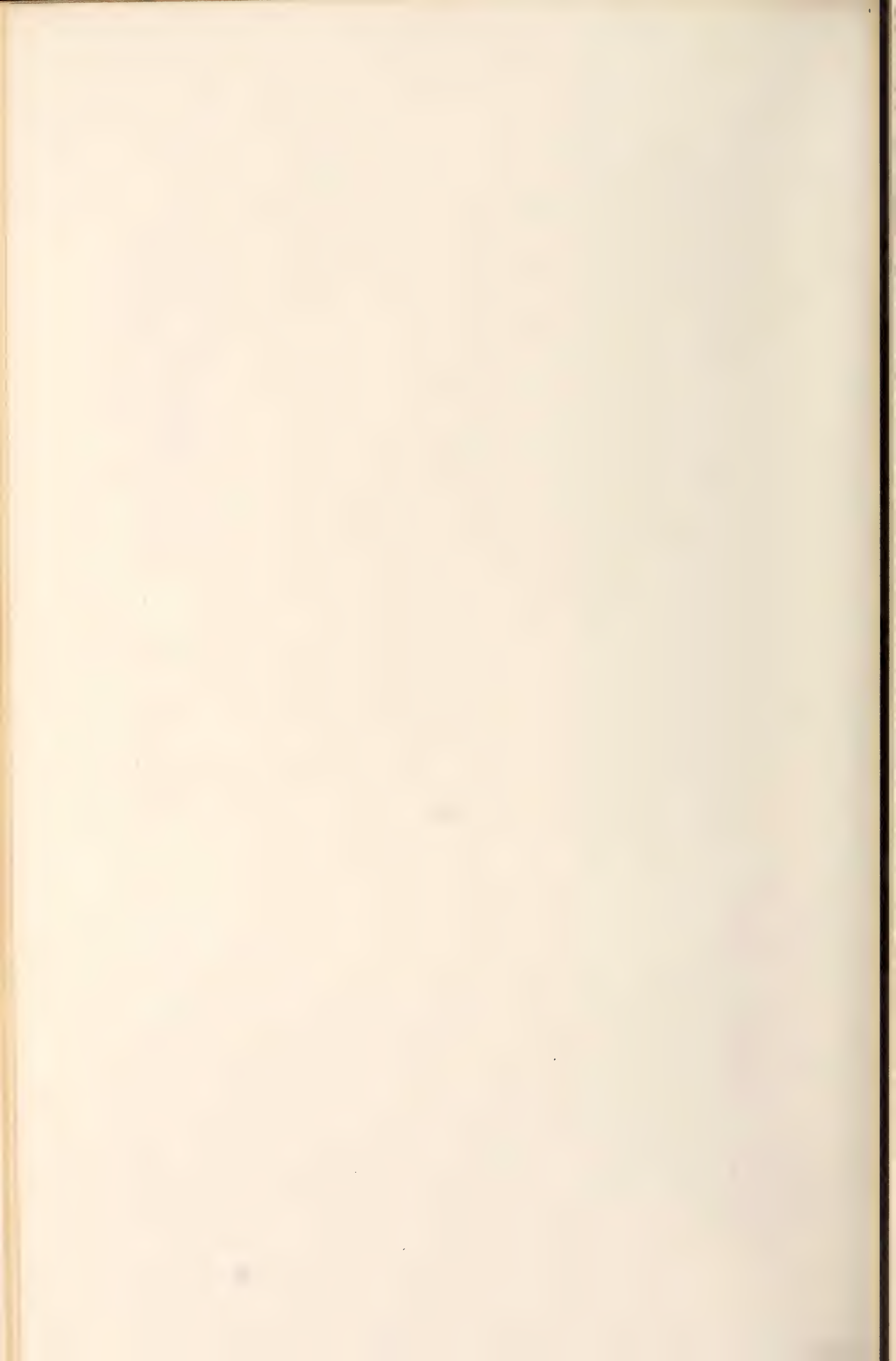

7.
d
b
d
c
i
a
i
12.
P
P,
KZ
13.
ZT
z'
pK
g
k
z
ZT
o
i
ZT
pK
ZT
R
Ch
J
SLS
Q2
DKK
14.
Z
P
Z
Z
10
a
z
g
k
p
R
b
s
c
s'
a
11.
P
K
KZ
i
K,
15.
P

...ann, Leipzig.

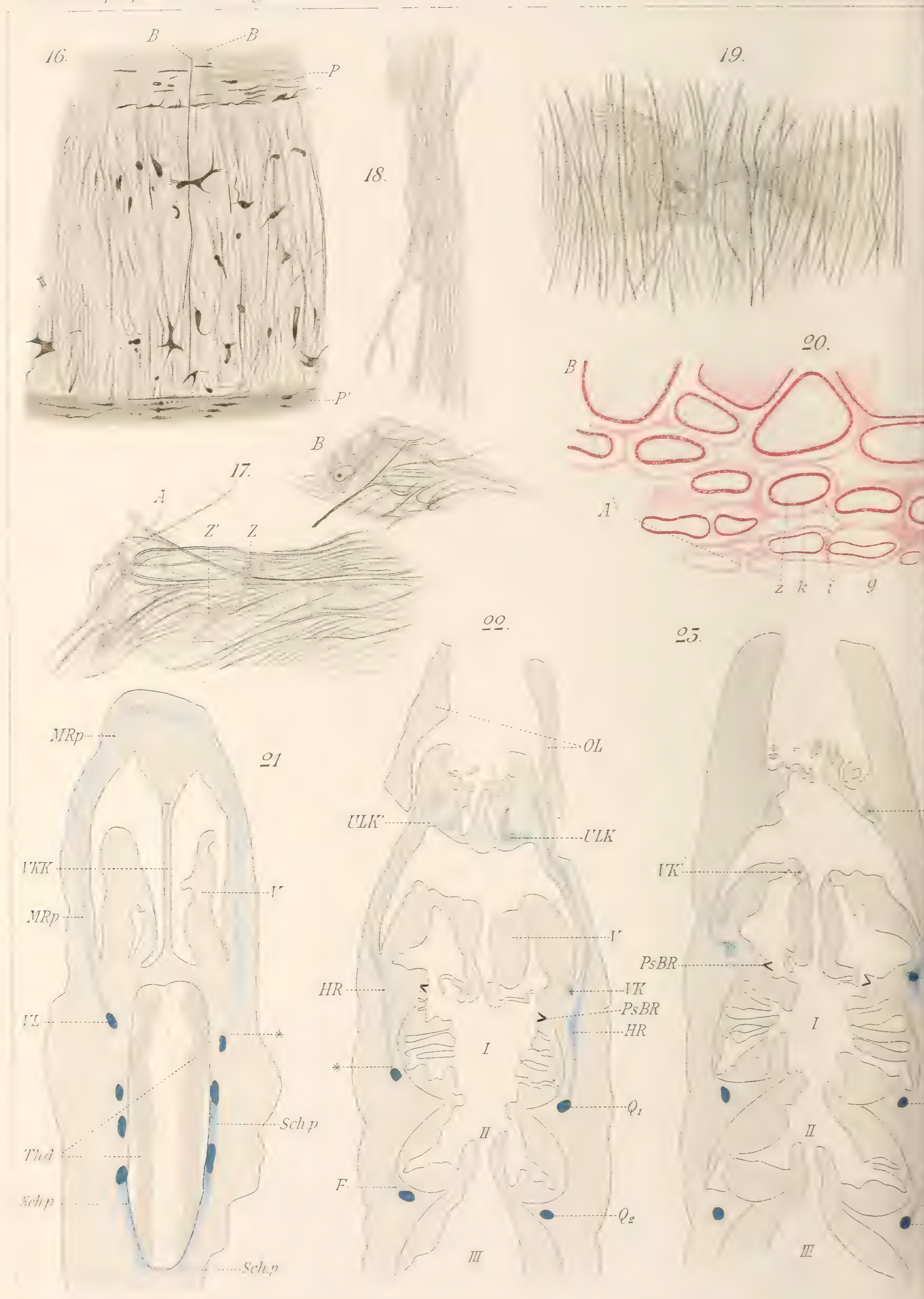


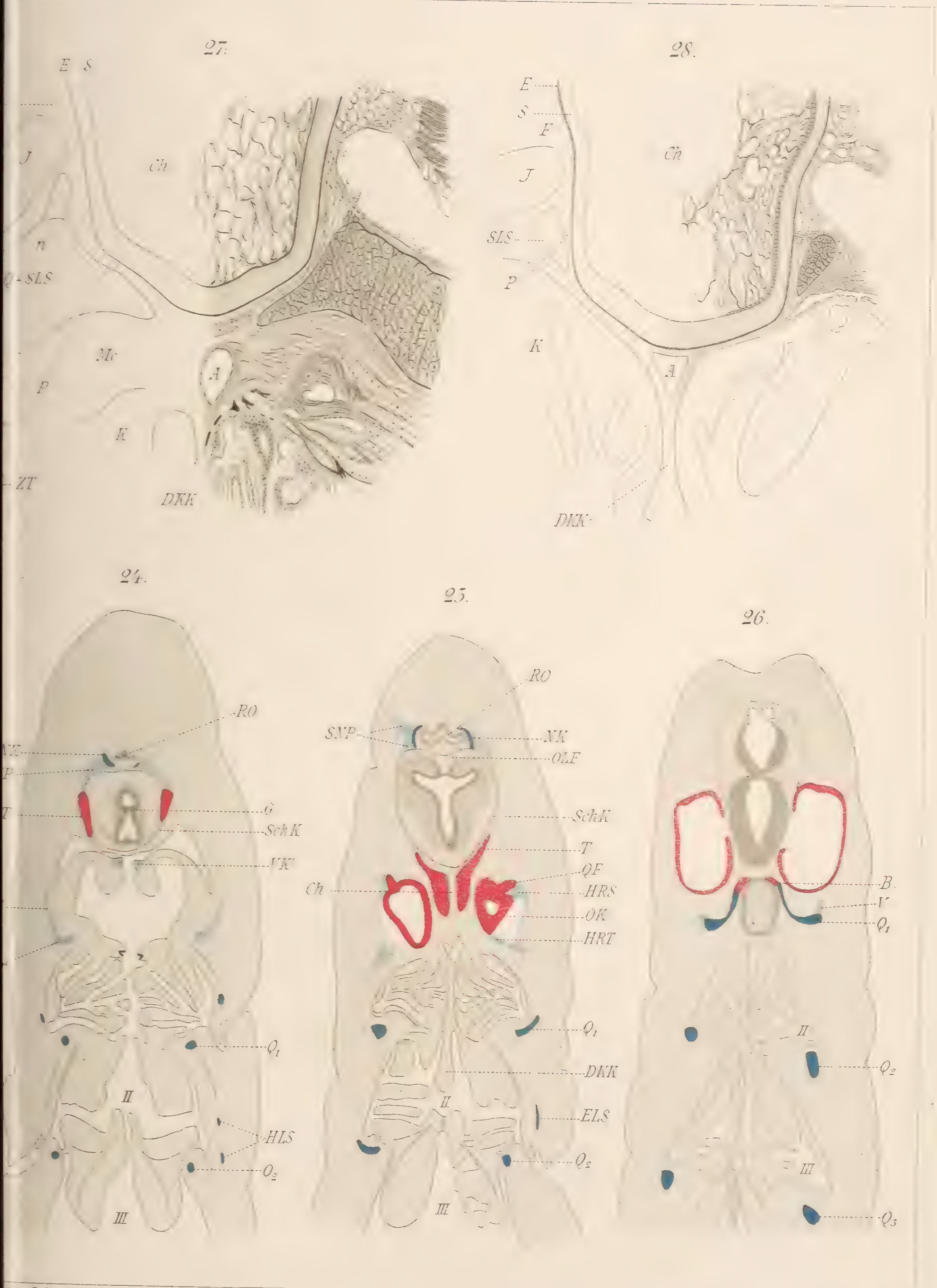


Verlag von Wilh. Engelmann, Leipzig.

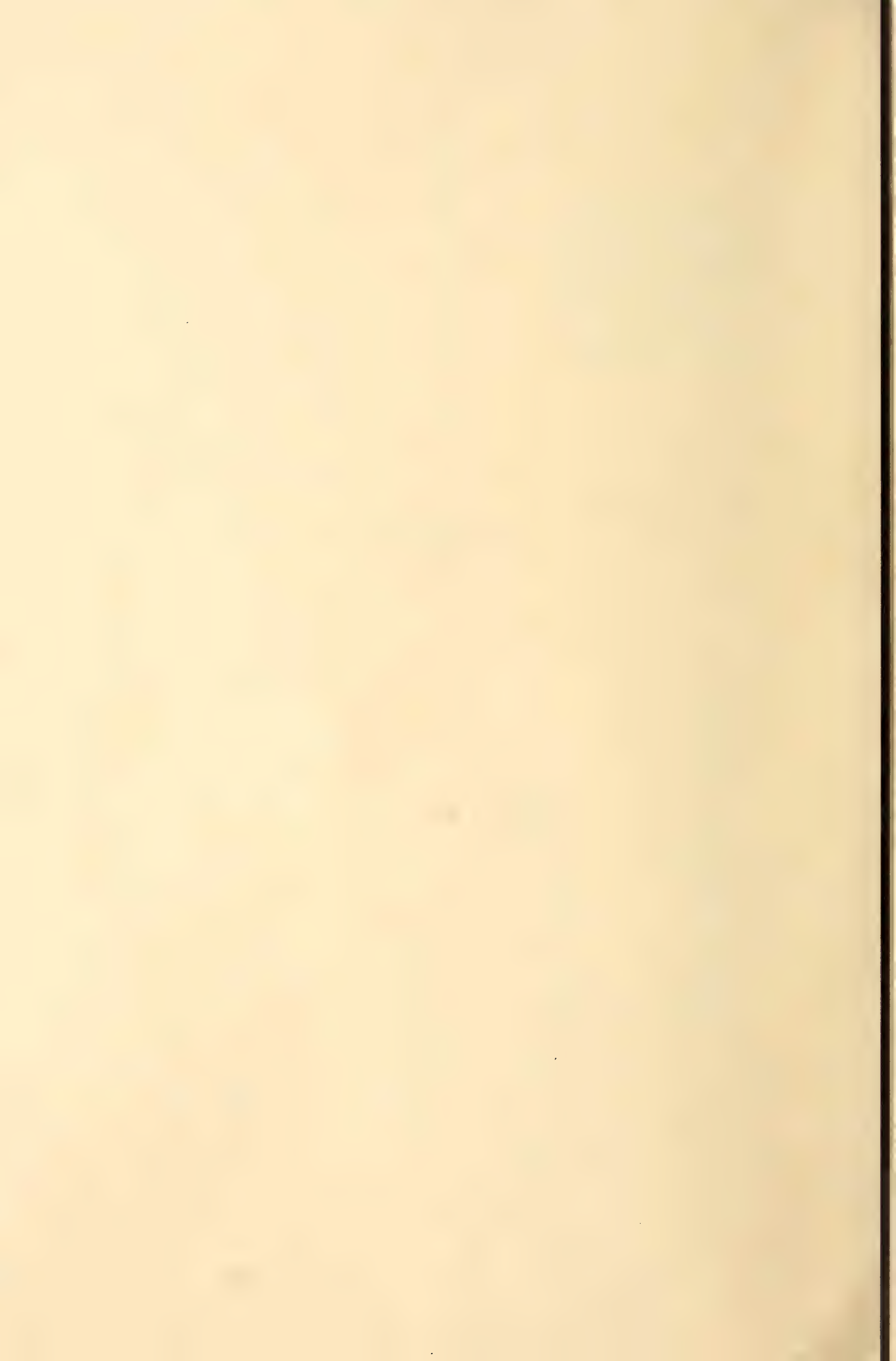


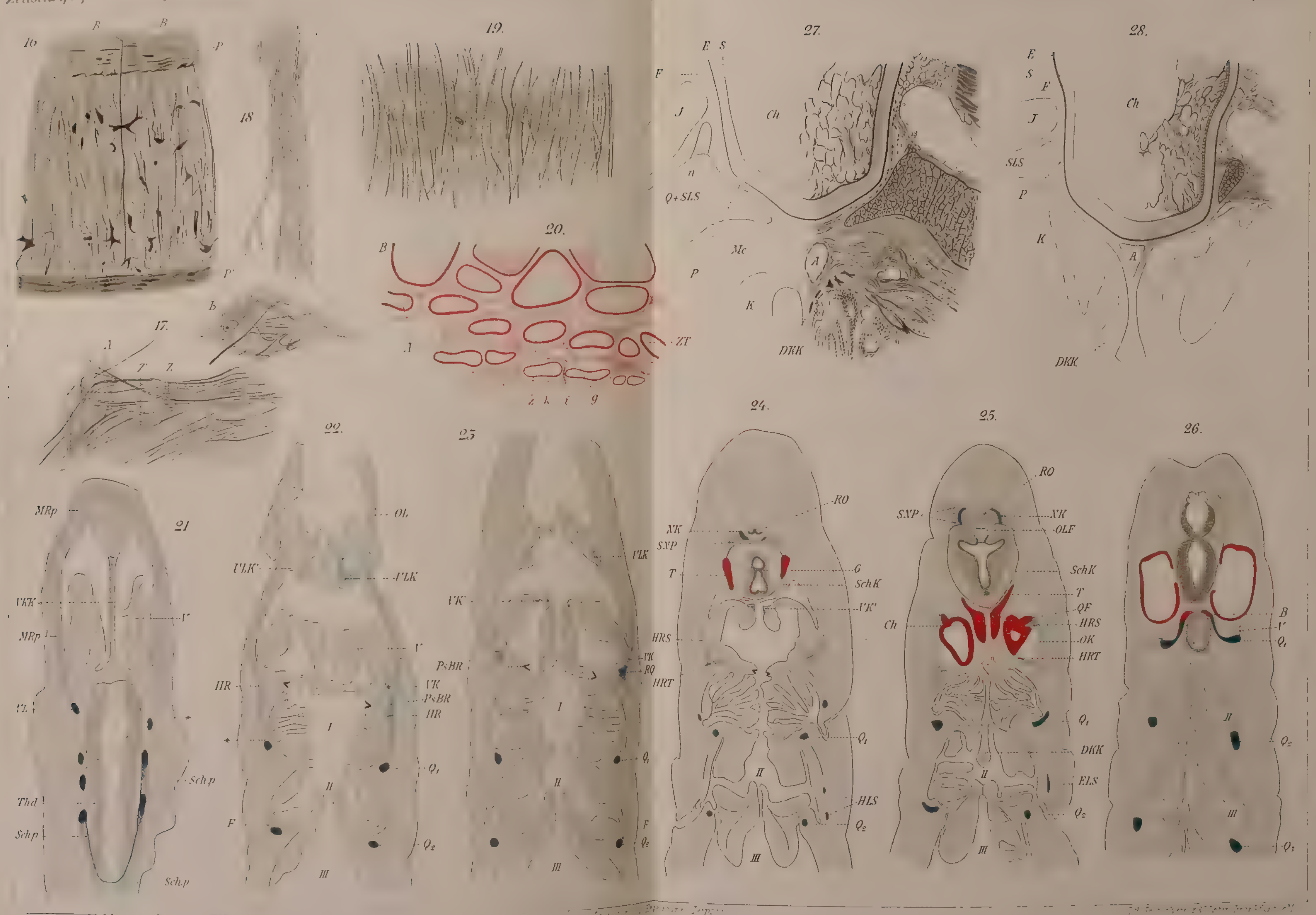



16.
B
B
P
P'
17.
A
B
Z'
Z
18.
19.
20.
B
A
z
k
i
g
21
MRp
VKK
V
MRp
VL
*
Sch.p
Thd
Sch.p
Sch.p
22.
OL
ULK'
ULK
V
HR
VK
PsBR
HR
I
*
Q_1
II
F.
Q_2
III
23.
VK
PsBR
I
II
III



Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

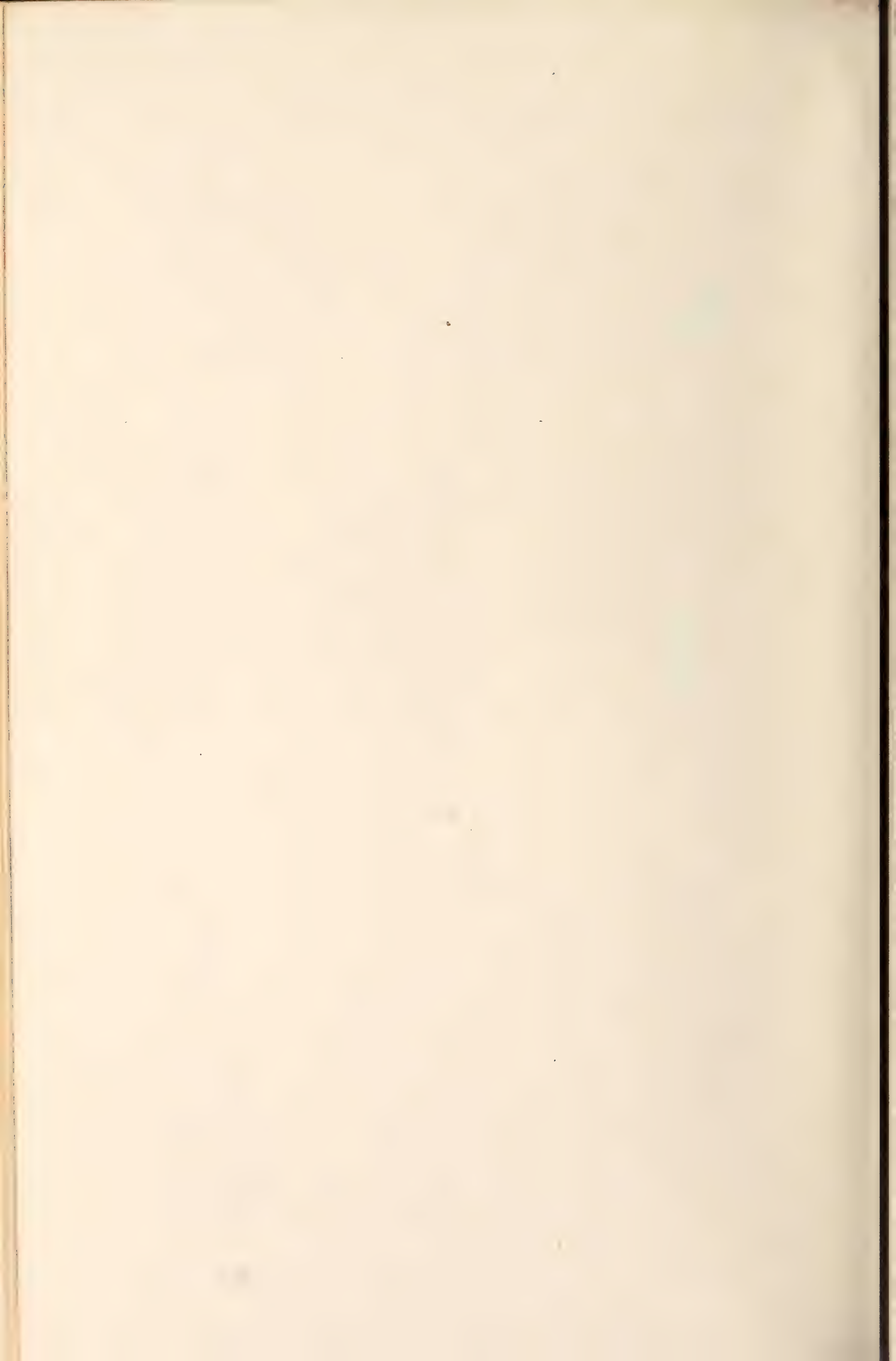



16.
17.
18.
19.
20.
21
22.
23
24.
25.
26.
27.
28.
Ch
DKK
RO
SchK
HRS
HRT
OK
QF
NK
SNP
OLF
ELS
HLS
MRp
VKK
Sch.p
ZT

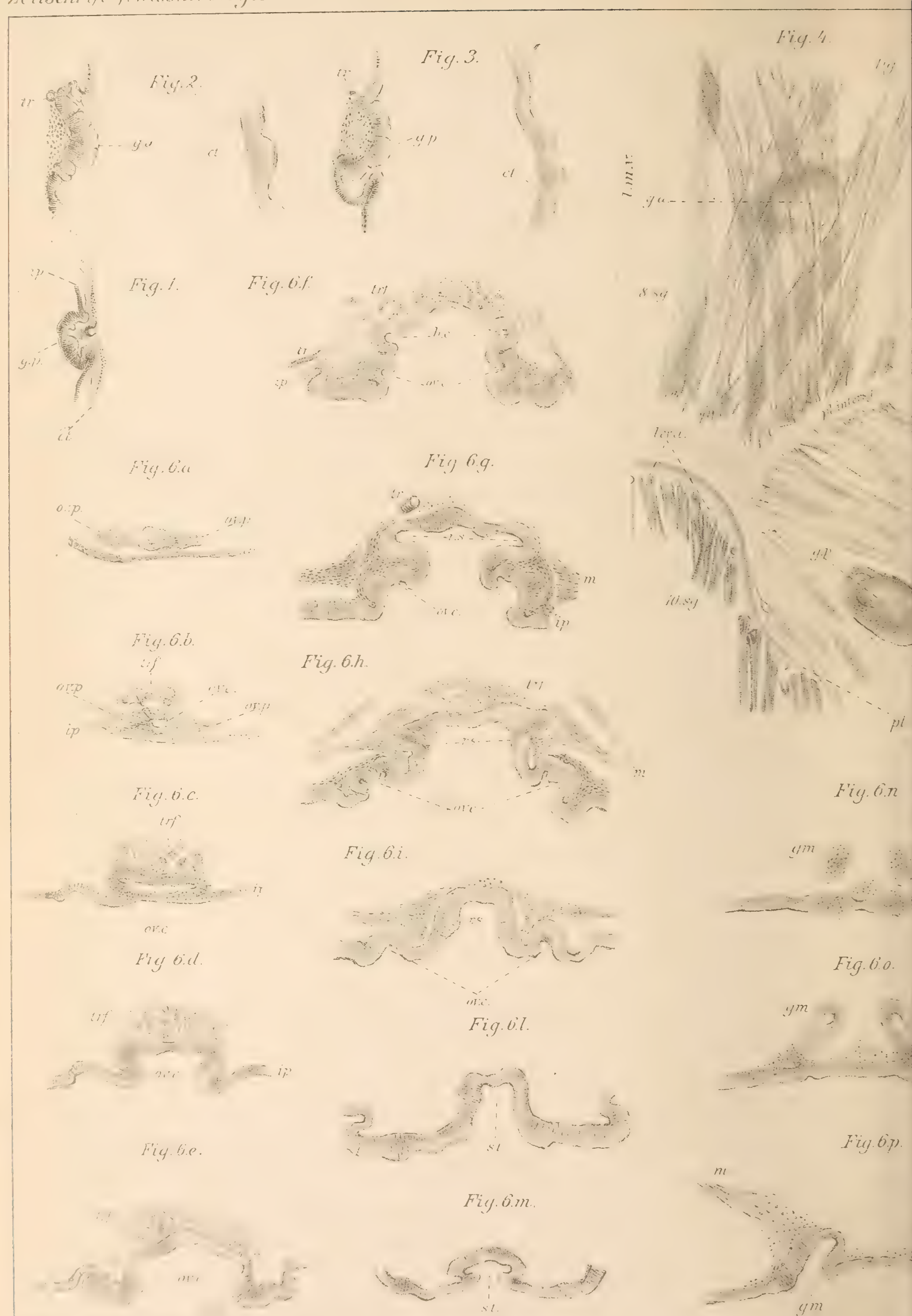




Verlag von Wilh. Engelmann, Leipzig
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

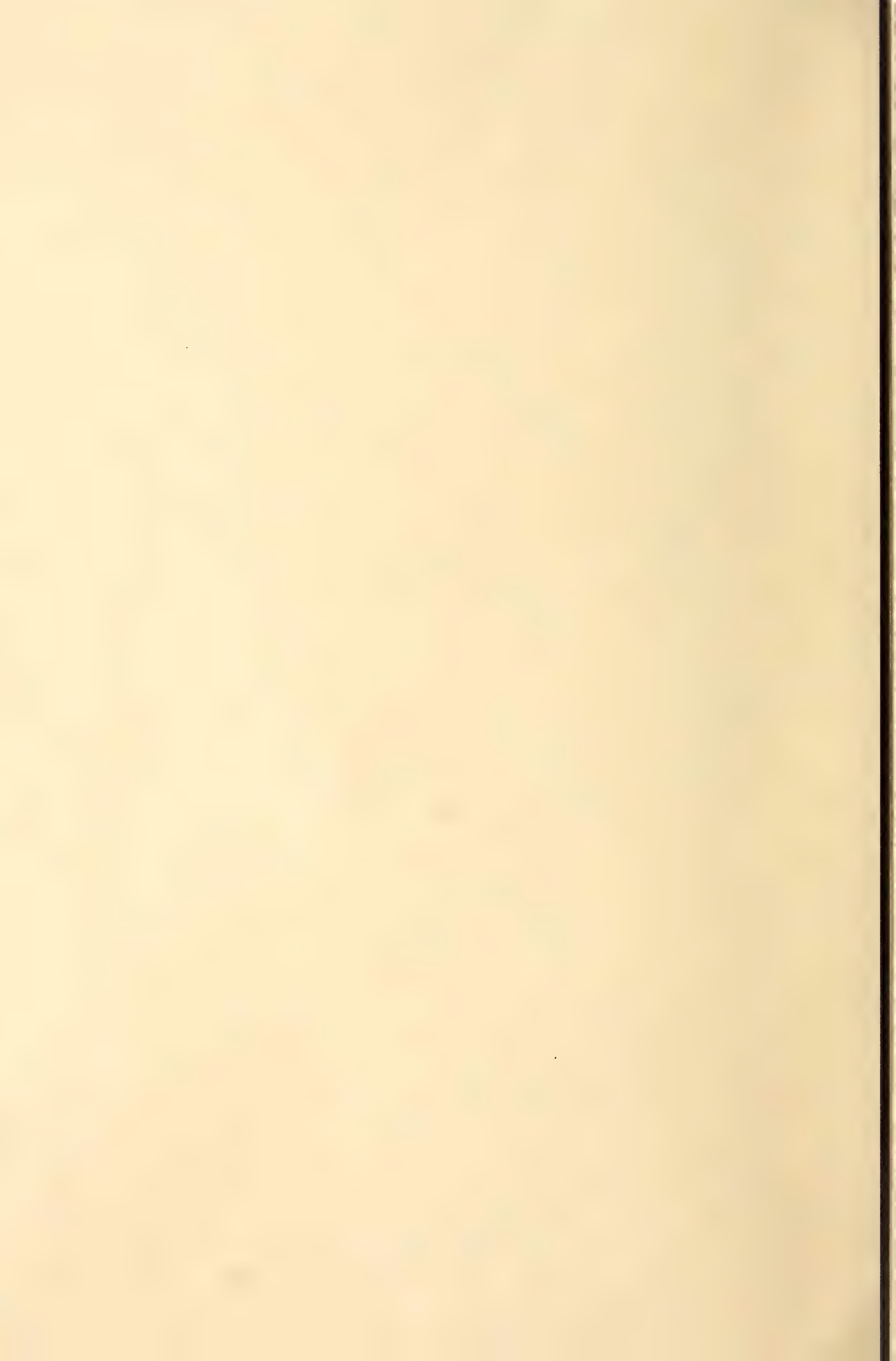


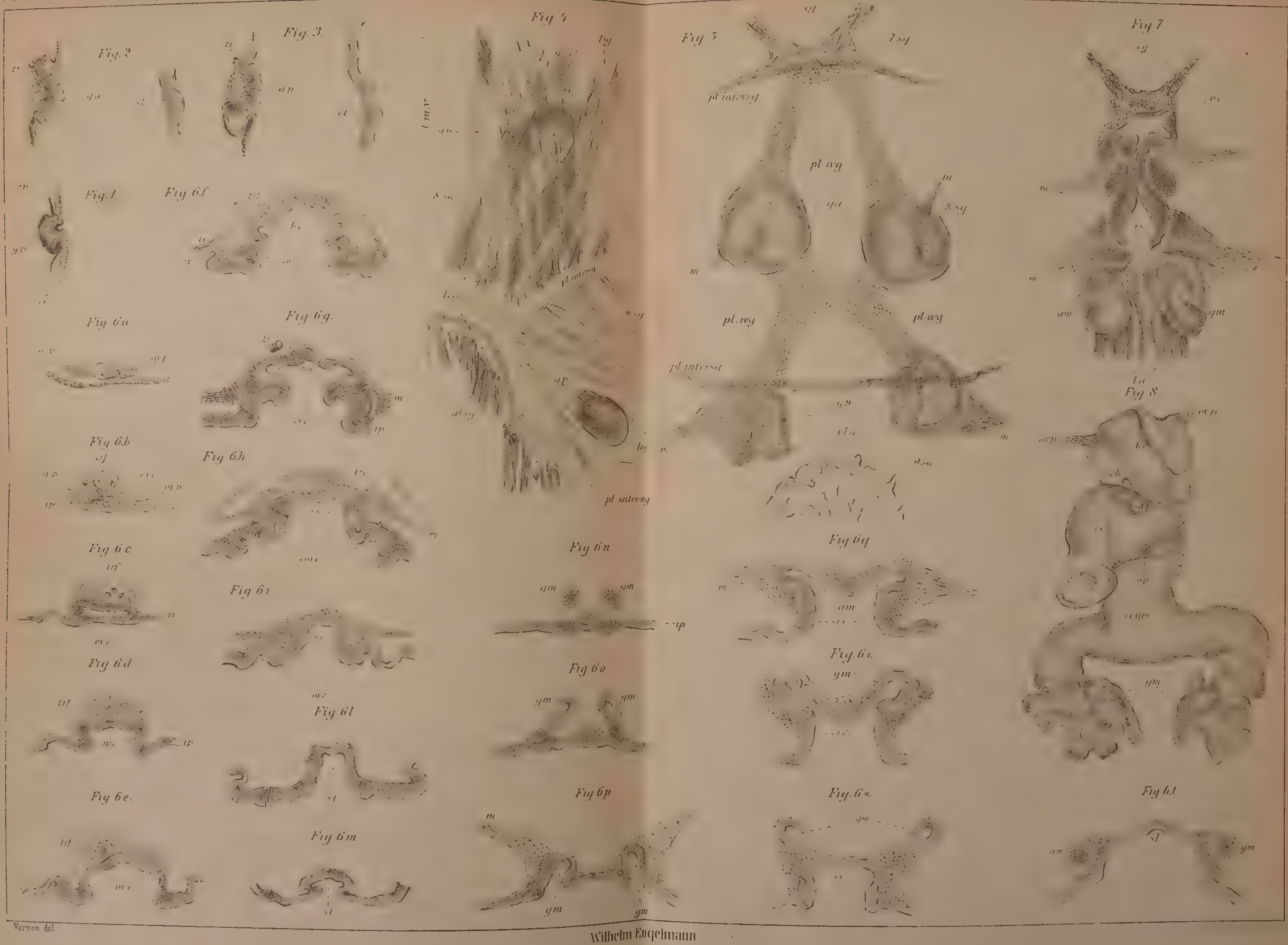



Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 6.a.
Fig. 6.b.
Fig. 6.c.
Fig. 6.d.
Fig. 6.e.
Fig. 6.f.
Fig. 6.g.
Fig. 6.h.
Fig. 6.i.
Fig. 6.l.
Fig. 6.m.
Fig. 6.n.
Fig. 6.o.
Fig. 6.p.



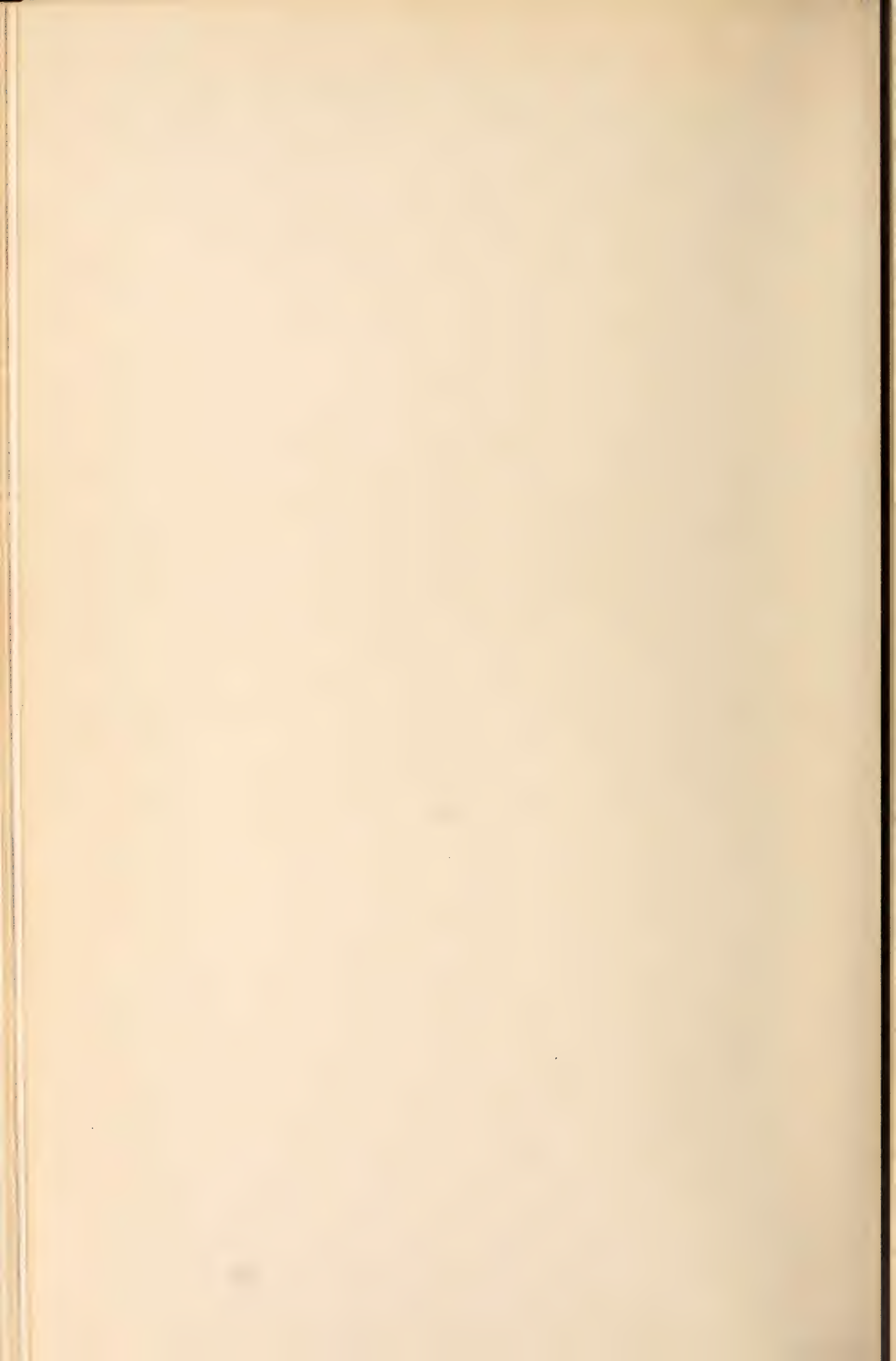
lmann



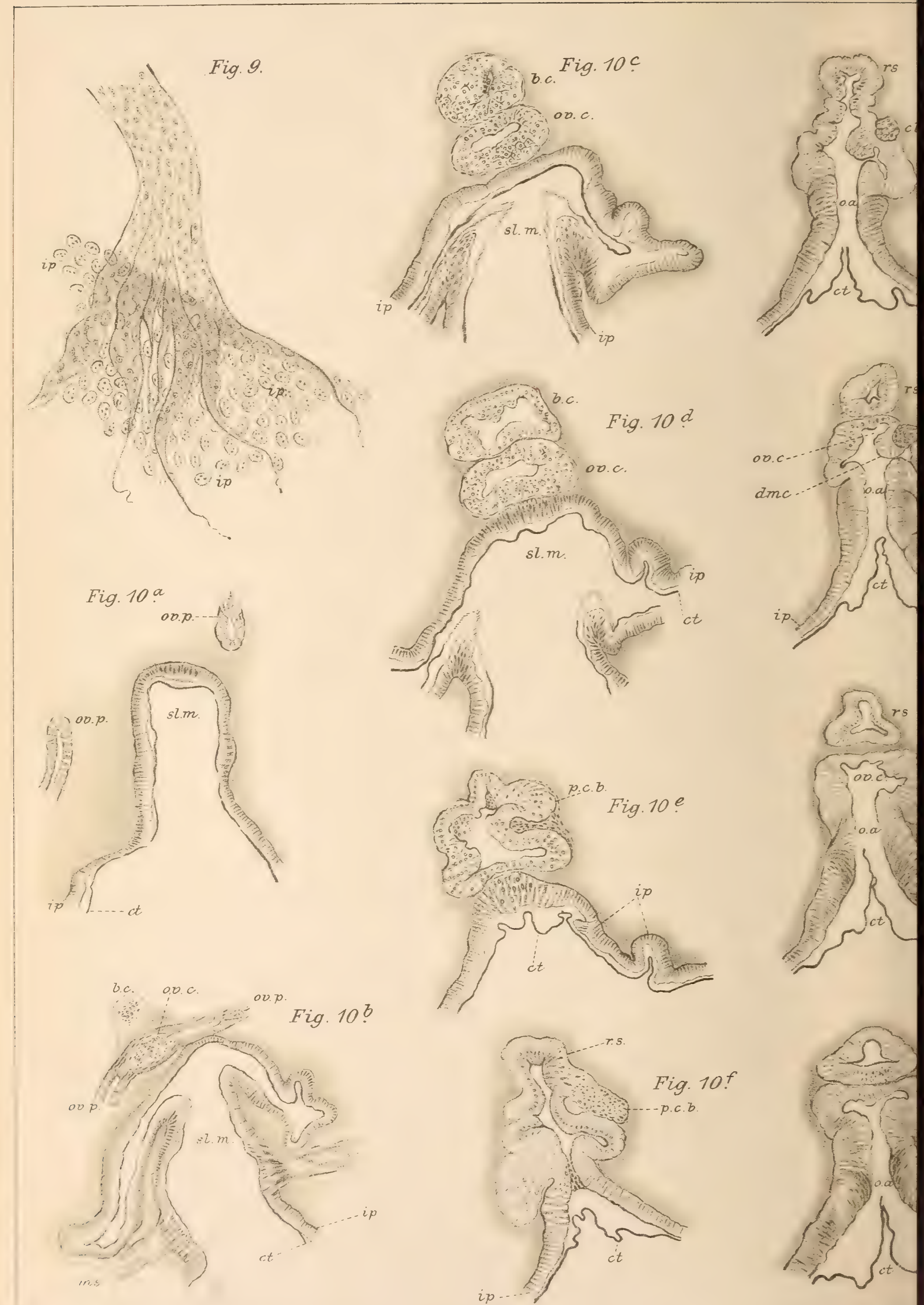


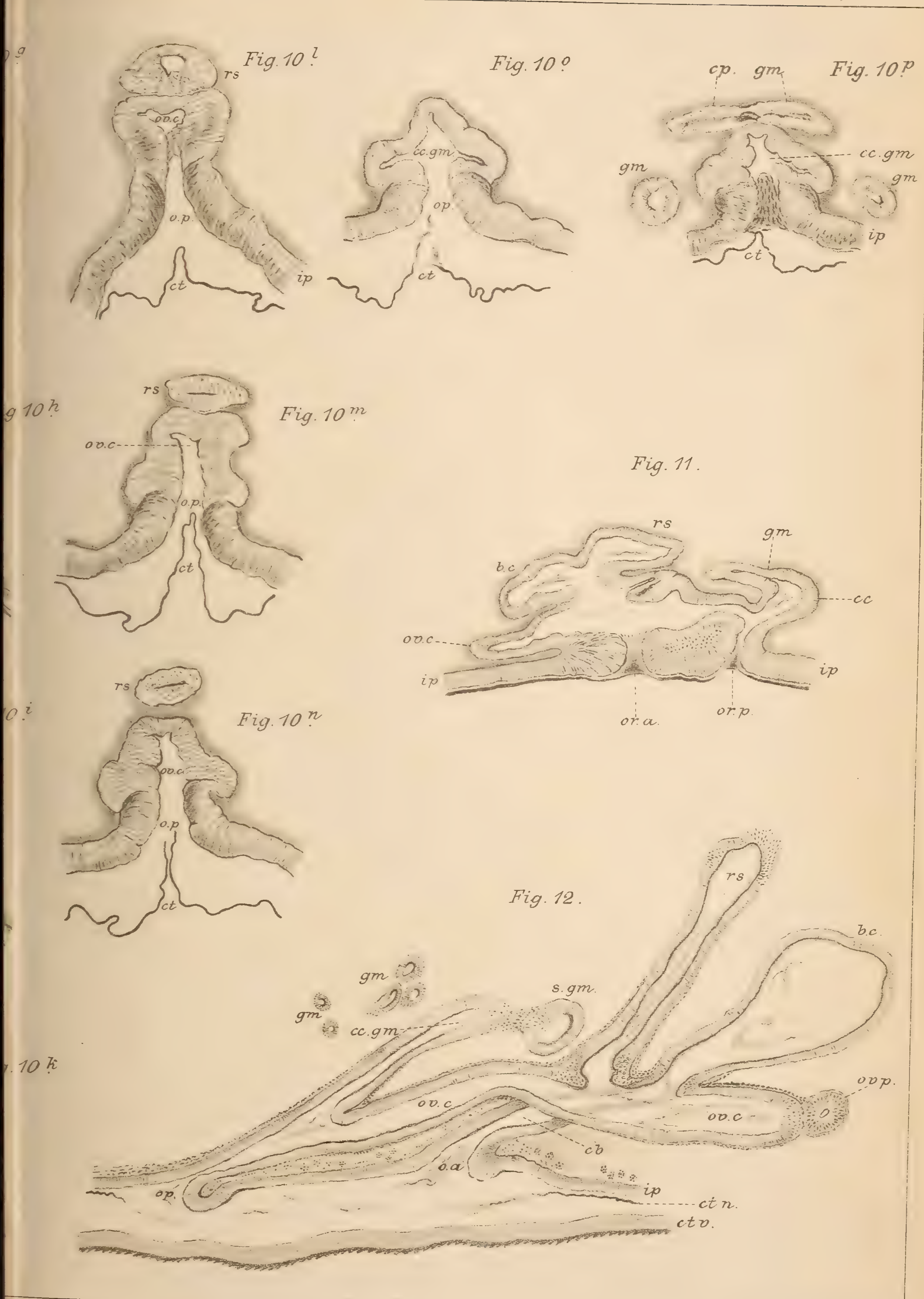
Verson del.

Wilhelm Engelmann

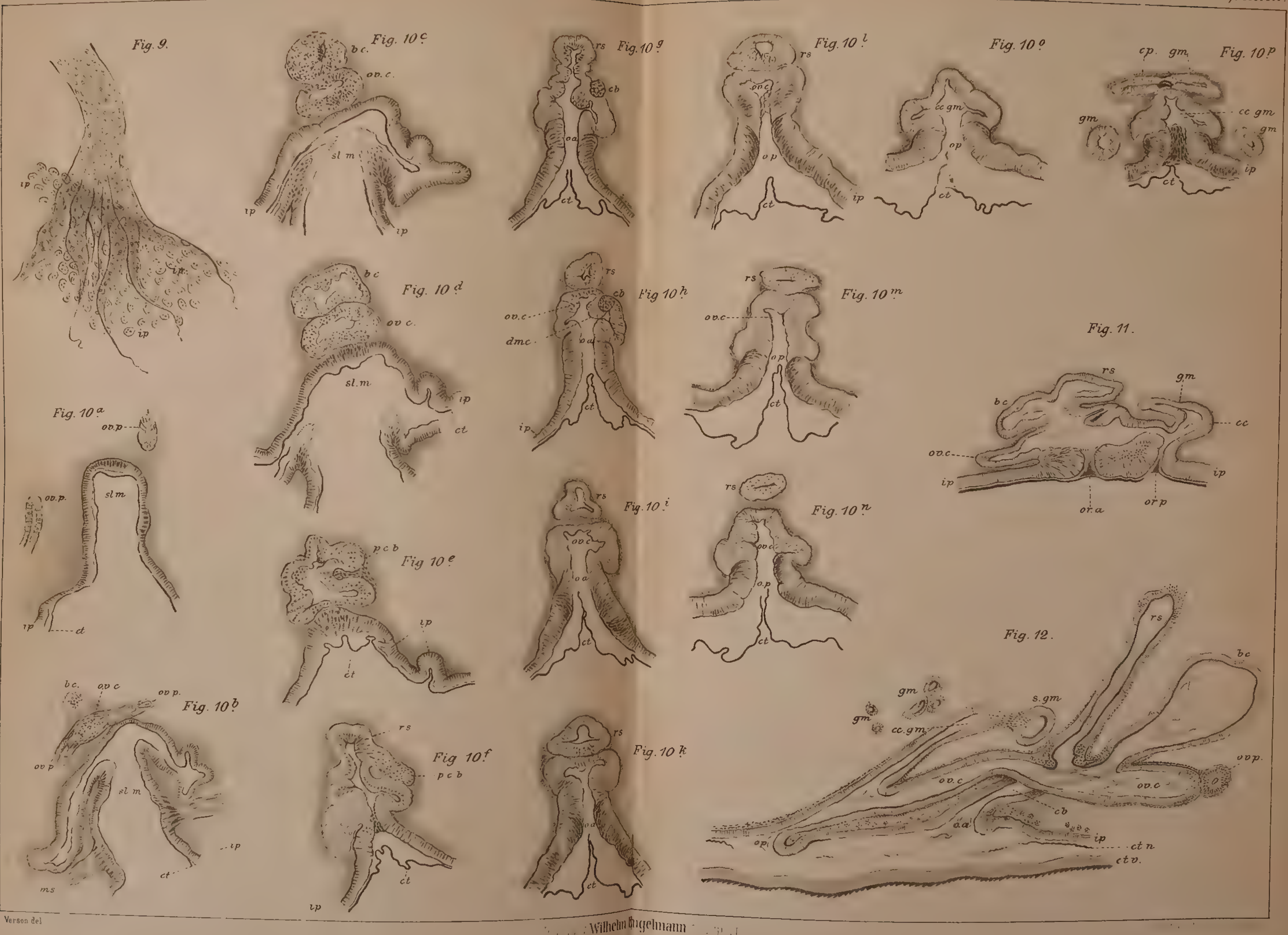


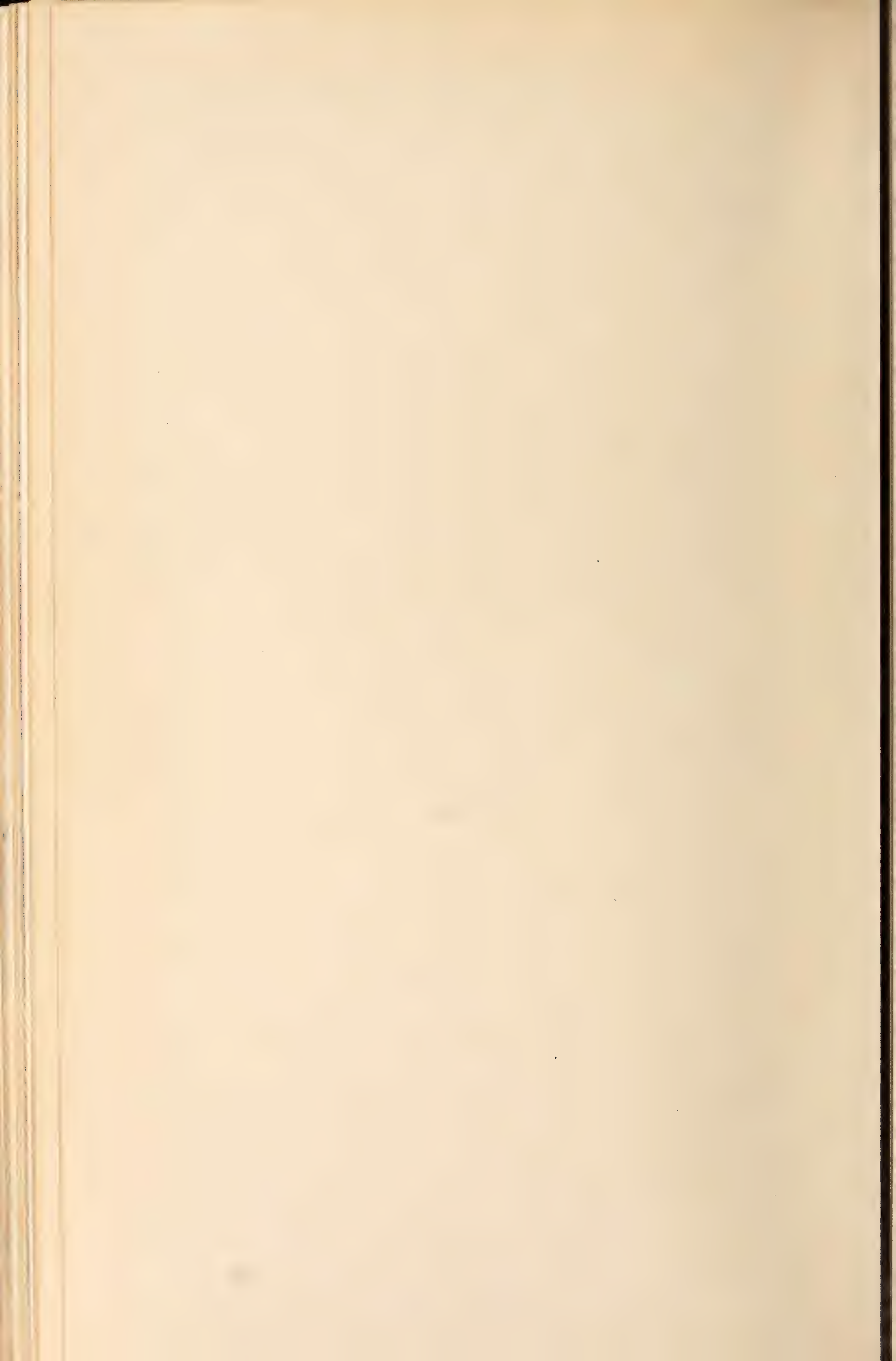


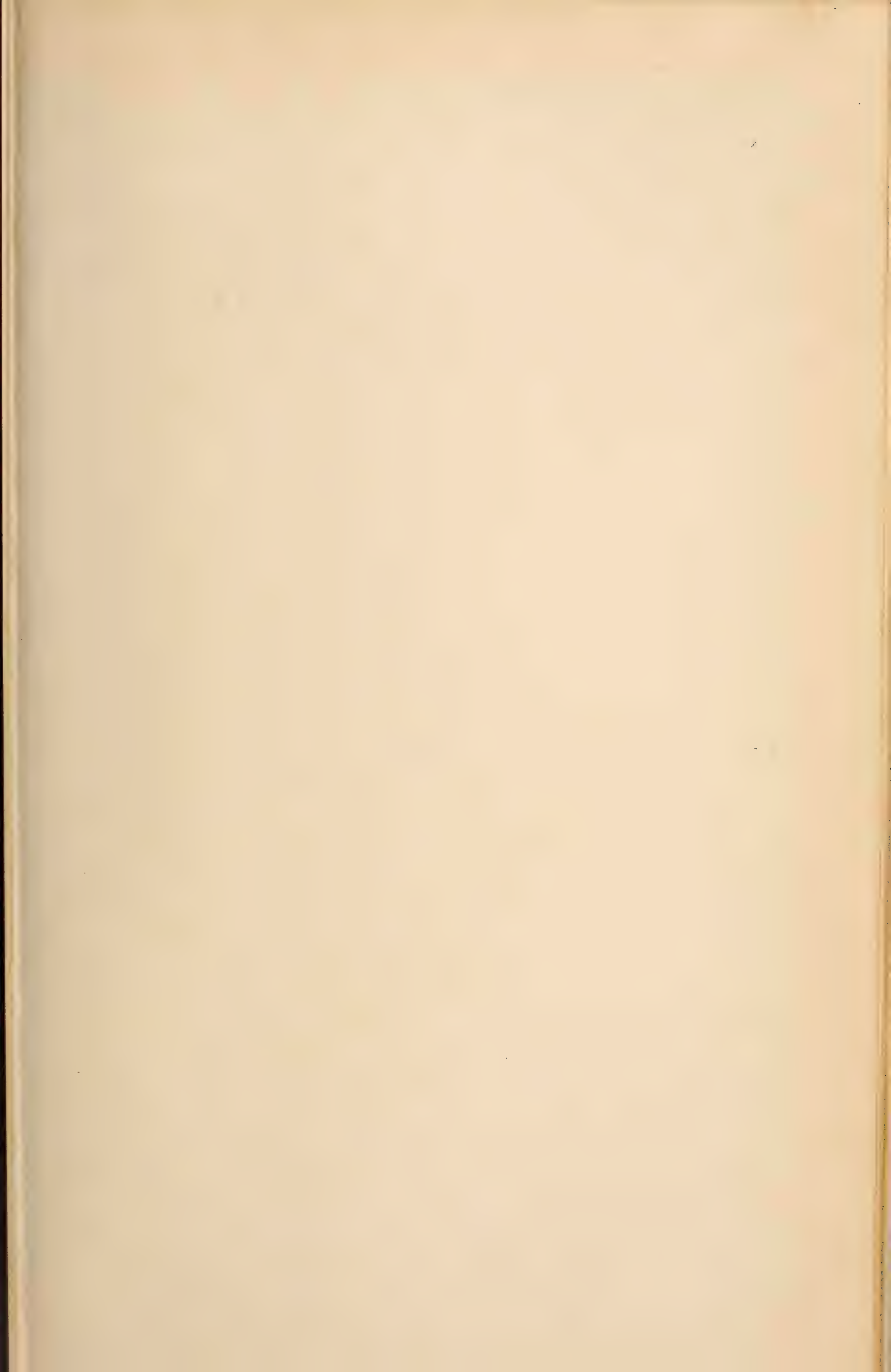

Fig. 9.
ip
ip
ip
Fig. 10a
ov.p.
ov.p.
sl.m.
ip
ct
b.c.
ov.c.
ov.p.
Fig. 10b
ov p.
sl.m.
ip
ct
ins
Fig. 10c
b.c.
ov.c.
sl.m.
ip
ip
rs
o.a
ct
b.c.
Fig. 10d
ov.c.
sl.m.
ip
ct
rs
ov.c
dmc
o.a
ct
ip
p.c.b.
Fig. 10e
ip
ct
rs
ov.c
o.a
ct
r.s.
Fig. 10f
p.c.b.
ct
ip
ct


Fig. 10 l
rs
ov.c
o.p
ct
ip
Fig. 10 o
cc.gm
op
ct
Fig. 10 p
cp.
gm
cc.gm
gm
gm
ip
ct
Fig. 10 m
rs
ov.c
o.p
ct
Fig. 10 n
rs
ov.c
o.p
ct
Fig. 11.
rs
gm
b.c
cc
ov.c
ip
ip
or.a.
or.p.
Fig. 12.
rs
b.c.
gm
gm
s.gm.
cc.gm
ov.c
ov.c
ov.p.
cb
o.a
op.
ip
ct n.
ct v.




Fig. 9.
Fig. 10a
Fig. 10b
Fig. 10c
Fig. 10d
Fig. 10e
Fig. 10f
Fig. 10g
Fig. 10h
Fig. 10i
Fig. 10k
Fig. 10l
Fig. 10m
Fig. 10n
Fig. 10o
Fig. 10p
Fig. 11.
Fig. 12.
ip
ov.p
slm
ct
bc
ov.c
sl.m
pcb
rs
cb
oa
dmc
op
cc gm
gm
cp
or.a
or.p
s.gm
cc.gm
ct n
ct v
ms





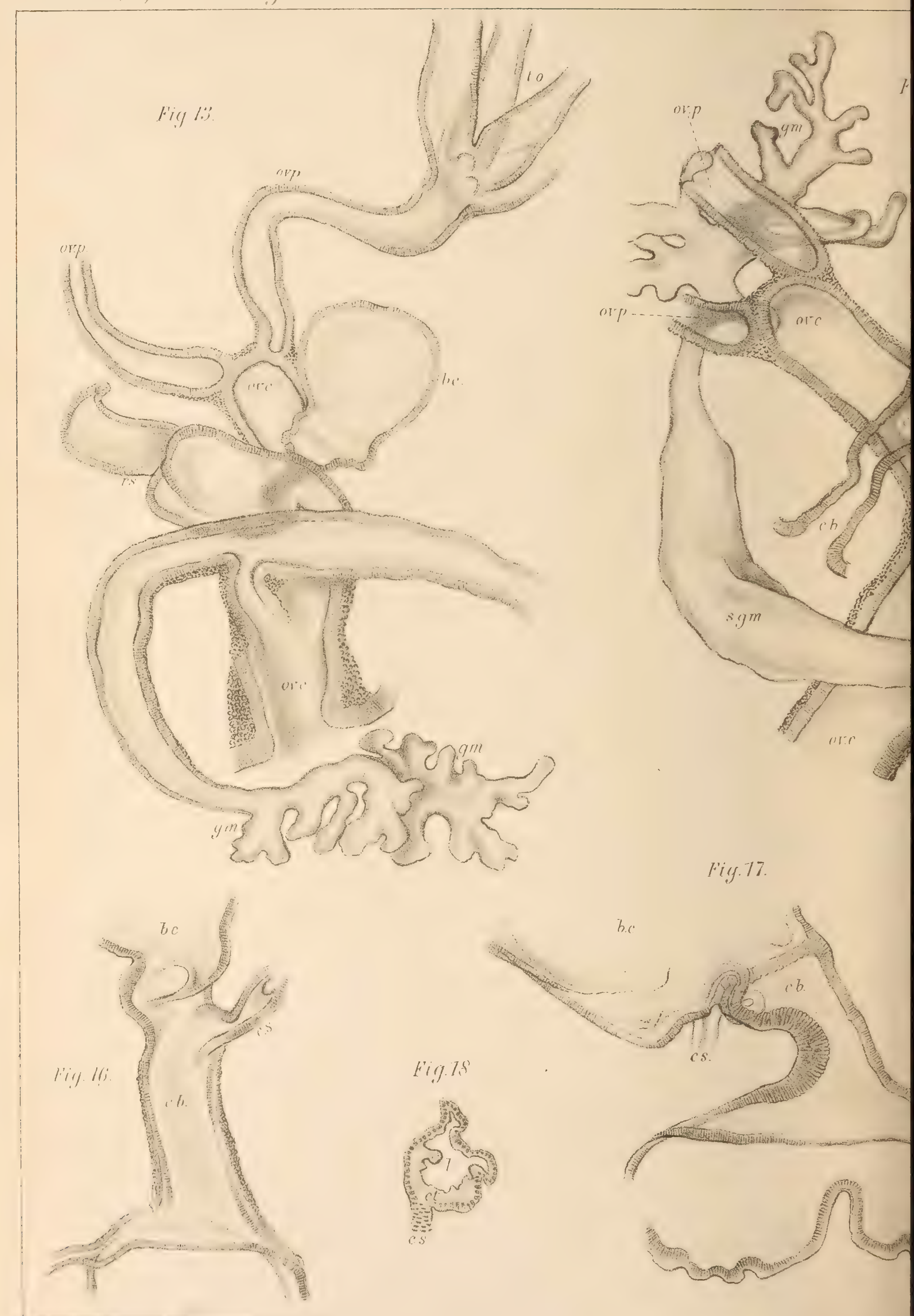
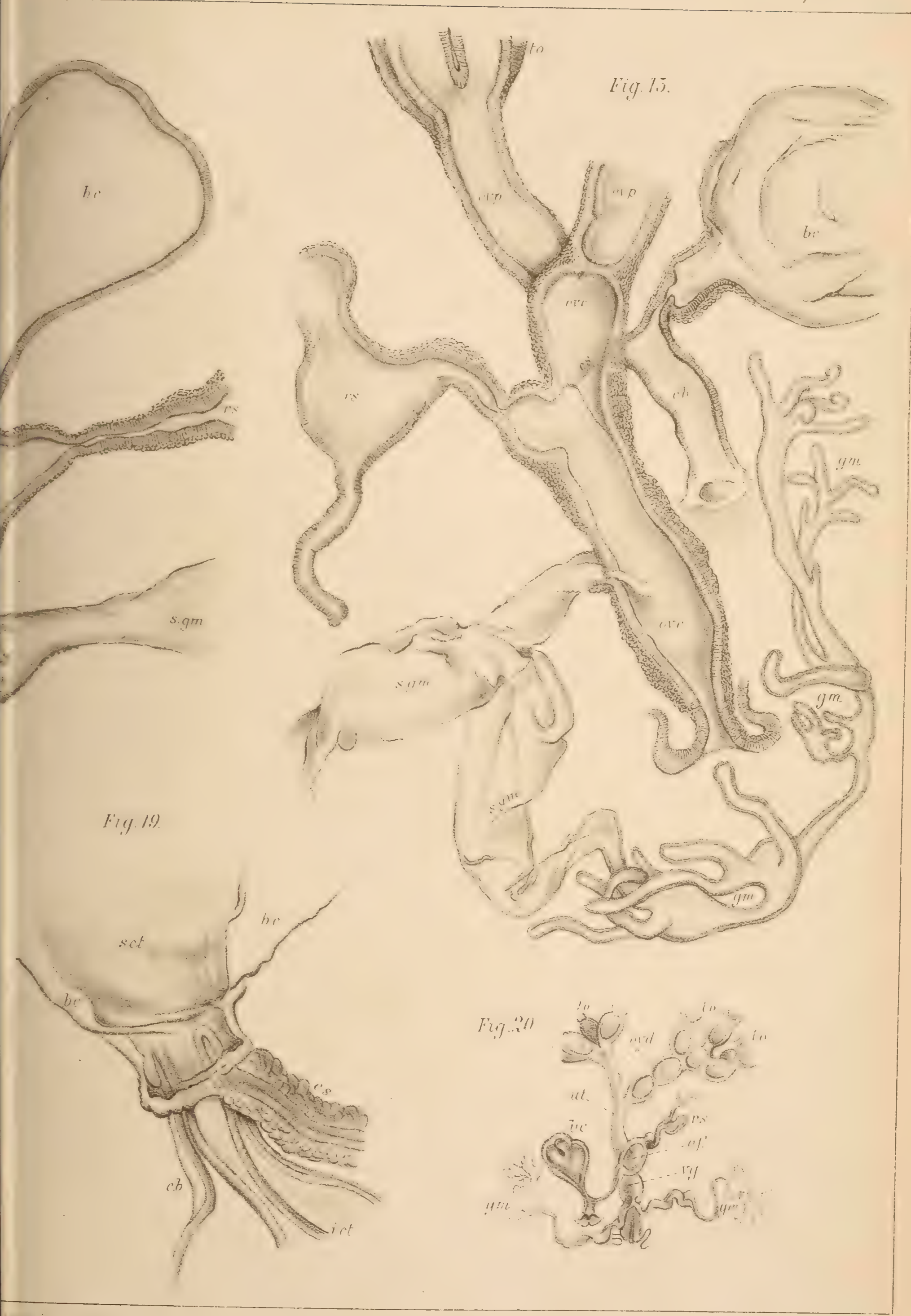
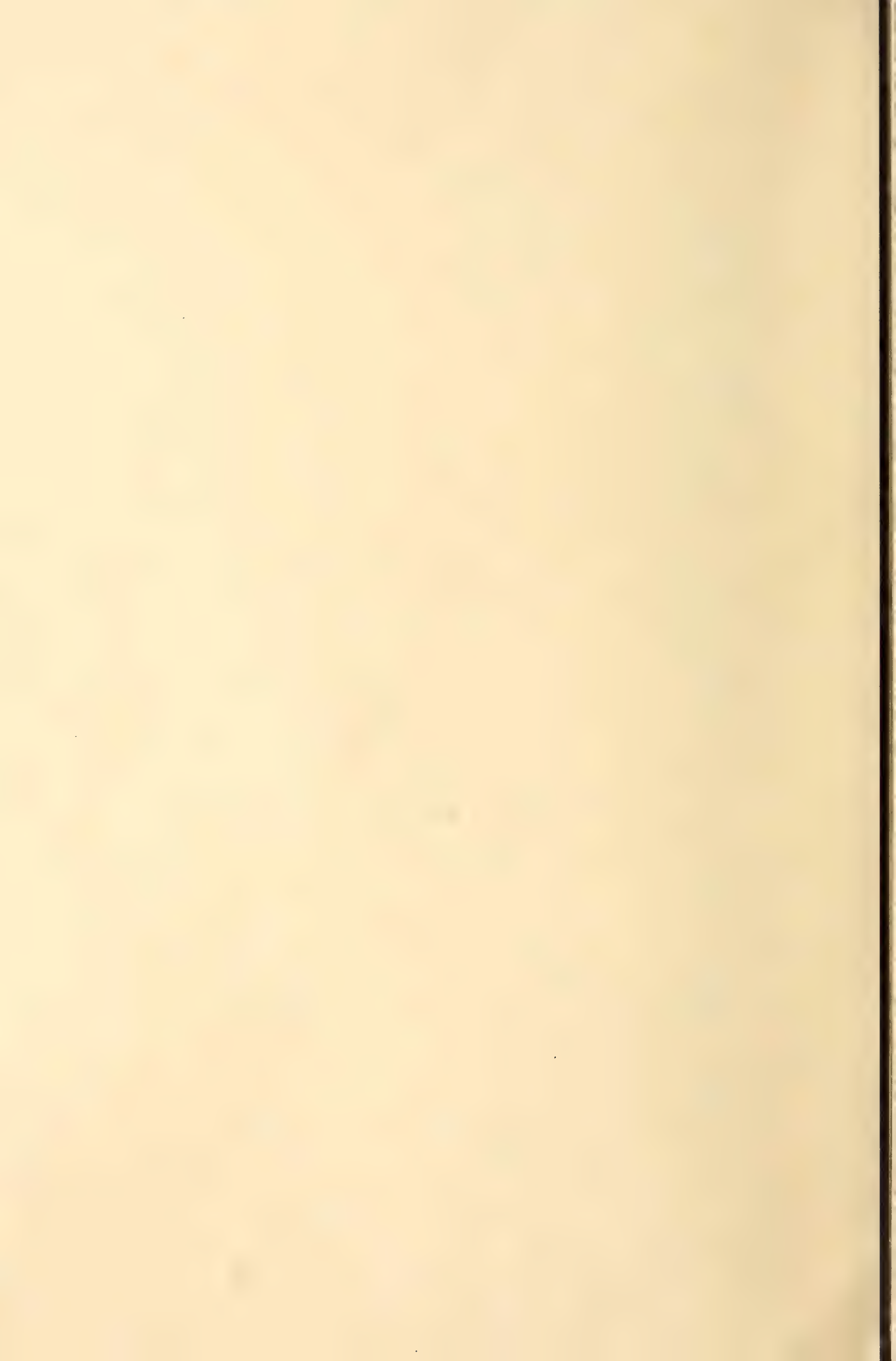
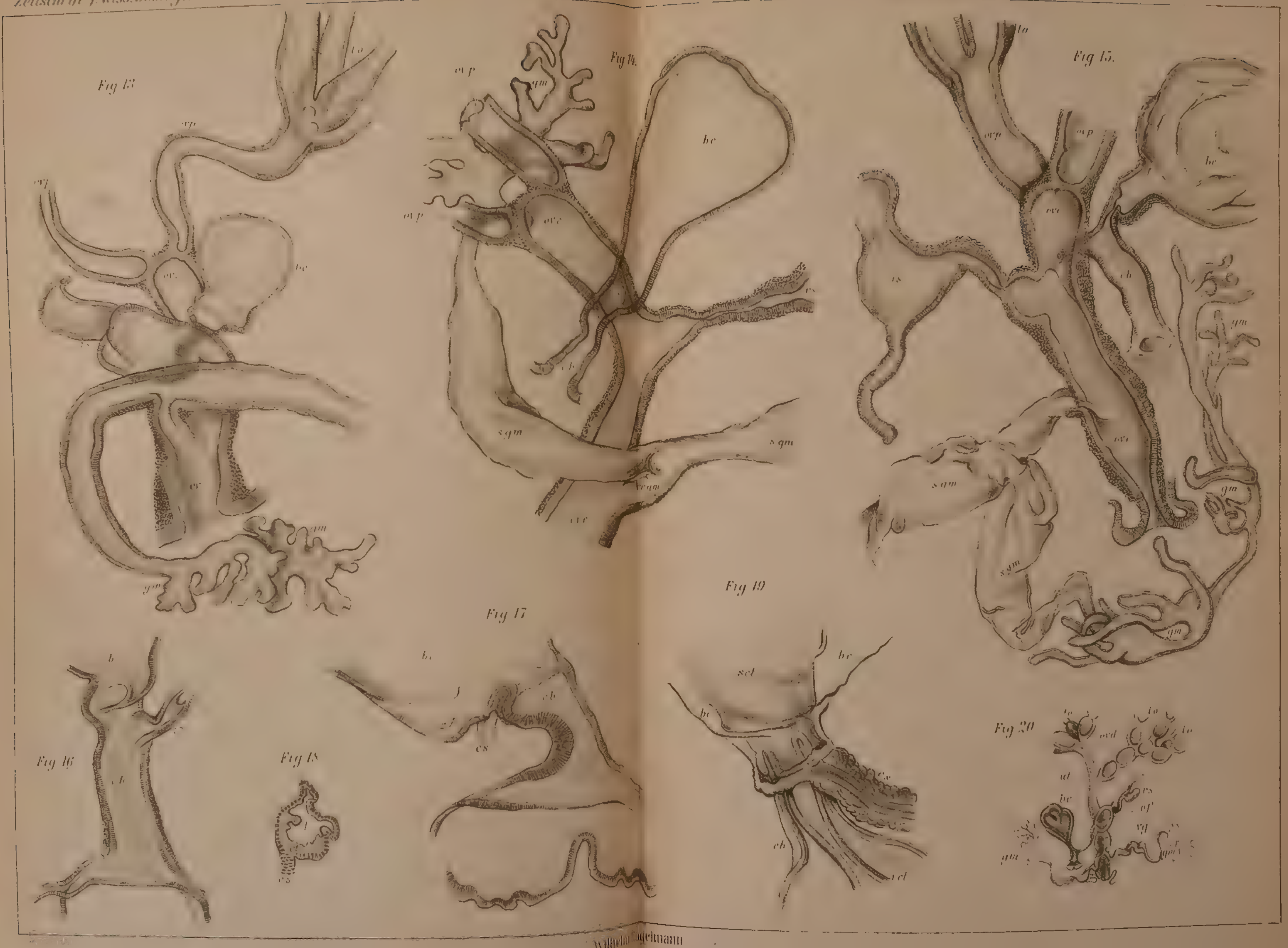
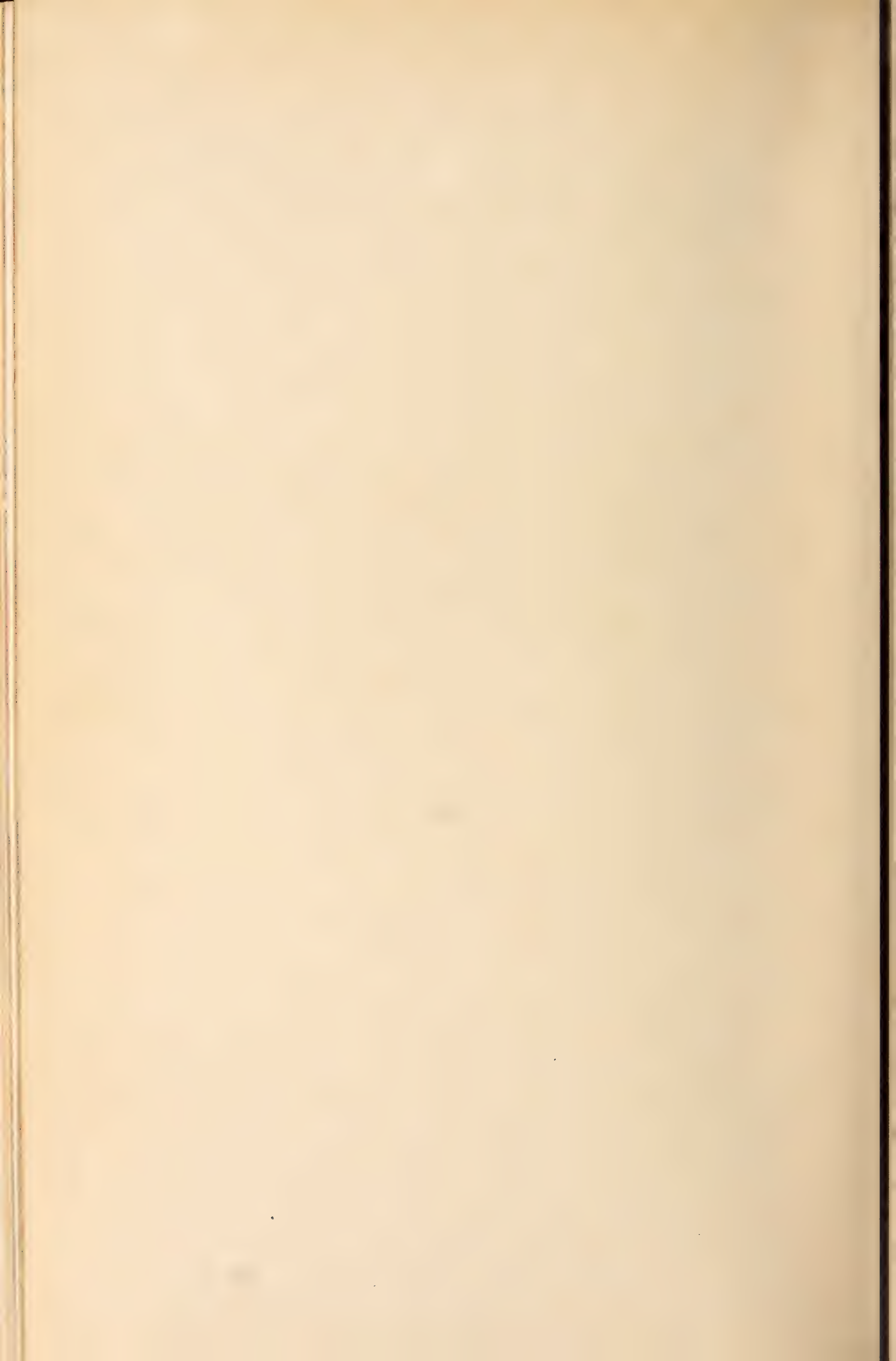


Fig 15.
to
ovp
ovp
ovc
bc
rs
ovc
gm
gm
ov.p
gm
ovp
ovc
cb
sgm
ovc
Fig. 17.
bc
cb.
cs.
bc
cs
Fig. 16.
cb.
Fig. 18
l
ct
cs


Fig. 18.
Fig. 19.
Fig. 20.
to
exp
exp
exr
bc
rs
cb
gm
s.gm
exr
gm
gm
s.gm
bc
bc
s.gm
rs
bc
sct
bc
es
cb
ict
to
ovd
to
to
ut
rs
bc
of
vg
gm
gm




Fig 13.
Fig 14.
Fig 15.
Fig 16.
Fig 17.
Fig 18.
Fig 19.
Fig 20.



Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und Albert v. Kölliker

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg

Professor a. d. Universität zu Göttingen.

Einundsechzigster Band

Erstes Heft.

Mit E. Ehlers' Bildniss in Heliogravure, 9 Tafeln
und 10 Figuren im Text.

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1895.

Ausgegeben den 31. December 1895.

Inhalt.

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschüben und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Holzschnitt bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagshandlung — Die Herausgeber

Wilhelm Engelmann. — **v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge gratis. Sollten mehr als 40 Separatabdrücke gewünscht werden, so erfolgt deren Anfertigung gegen Erstattung der Herstellungskosten und **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und Albert v. Kölliker

herausgegeben von

Albert v. Kölliker
Professor a. d. Universität zu Würzburg

und

Ernst Ehlers
Professor a. d. Universität zu Göttingen.

Einundsechzigster Band

Zweites Heft.

Mit 4 Tafeln.

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1896.

Ausgegeben den 25. Februar 1896.

Inhalt.

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschüben und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Holzschnitt bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagshandlung — Die Herausgeber

Wilhelm Engelmann. — **v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge gratis. Sollten mehr als 40 Separatabdrücke gewünscht werden, so erfolgt deren Anfertigung gegen Erstattung der Herstellungskosten und **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

26

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg — Professor a. d. Universität zu Göttingen.

Einundsechzigster Band

Drittes Heft.

Mit 11 Tafeln und 28 Figuren im Text.

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1896.

Ausgegeben den 23. Juni 1896.

Inhalt.

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschüben und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Holzschnitt bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagshandlung **Wilhelm Engelmann.** — Die Herausgeber **v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge gratis. Sollten mehr als 40 Separatabdrücke gewünscht werden, so erfolgt deren Anfertigung gegen Erstattung der Herstellungskosten und **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und Albert v. Kölliker

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg — Professor a. d. Universität zu Göttingen

---

Einundsechzigster Band

Viertes Heft

Mit 8 Tafeln und 1 Figur im Text

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1896.

Ausgegeben den 21. Juli 1896.

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschüben und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Holzschnitt bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagshandlung — Die Herausgeber

Wilhelm Engelmann. — **v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge gratis. Sollten mehr als 40 Separatabdrücke gewünscht werden, so erfolgt deren Anfertigung gegen Erstattung der Herstellungskosten und **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

